Vergleichende Anatomie der Gattung Plantago, mit Rücksicht auf die Existenzbedingungen.

Von

Robert Pilger.

Arbeit aus dem Laboratorium des Kön. bot. Gartens und Museums zu Berlin.

Einleitung.

Die Gattung Plantago ist zu einer vergleichend anatomischen Untersuchung besonders geeignet, da ihre Arten sich in allen Klimaten und Höhen finden. Es lässt sich also erwarten, dass ihre Ausbildung mannigfache Verschiedenheiten aufweist, die den verschiedenartigen Standortsbedingungen entsprechen. Bisher ist über die Anatomie der Gattung Plantago nur eine größere Arbeit erschienen: Ernst Kuhlmann, »Über den anatomischen Bau des Stengels der Gattung Plantago«, Diss. Kiel 1887. Die wenigen Notizen über die Anatomie, die sich sonst zerstreut finden, sind in der Einleitung zu dieser Arbeit angegeben. Kuhlmann beschreibt 14 Arten von Plantago nach einander. Die meisten sind Arten mit fleischigem Rhizom, von den Arten mit verholztem Stamm ist nur Plantago Cynops untersucht worden. Dass mit der Beschreibung so weniger Arten, die noch dazu meist nahe verwandt sind, der vergleichenden Anatomie nicht gedient sein konnte, liegt auf der Hand, wenn man bedenkt, in welchem Formenreichtum die Gattung Plantago über die ganze Erde verbreitet ist.

Auch sonst lässt die Arbeit Kuhlmann's manches zu wünschen übrig. Um eine Übersicht zu schaffen, sind die Arten nach anatomischen Merkmalen in Gruppen zusammengestellt, die der natürlichen Anordnung widersprechen. Dabei konnte es vorkommen, dass Plantago atrata, P. maritima und P. alpina in eine Gruppe zusammengestellt wurden, deren Arten als borkebildende, krautartige, perennierende Species charakterisiert wurden. Die Autornamen sind nirgends angegeben. Nun ist P. atrata Hoppe nur als Synonym für P. montana Lam. bekannt und hier wird die Art mit P. maritima und P. alpina zusammen aufgeführt und ihnen anatomisch als durchaus ähnlich bezeichnet, während P. montana in einer anderen Gruppe mit P. victorialis und P. saxatilis zusammen steht, die dadurch charakterisiert wird, dass keine Borke gebildet wird. Man kann hieraus auf den Wert der anatomischen Gruppen schließen!

Auch in der Beschreibung der Anatomie der Arten sind einige Irrtümer zu bemerken gewesen, die von principieller Bedeutung sind, so wenn für Plan-

tago Cynops angegeben wird (p. 34), dass »das ganze, den Ring des Holzkörpers bildende Gewebe völlig gleichmäßig ausschließlich aus Gefäßen und Tracheiden aufgebaut ist« und dass »es demnach auch nicht möglich ist, ein die Markstrahlen etwa vertretendes, besonders differenziertes Interfascicularholz zu erkennen«. Im Verlauf der Arbeit wird hiervon eingehend gesprochen werden.

Dass sich anatomische Unterschiede durchgreifend bei den einzelnen Gruppen ergeben können, die eine natürliche Anordnung der Arten auf eine anatomische Grundlage hin möglich machen, glaube ich nicht, doch ergeben sich immerhin auch in dieser Beziehung schätzenswerte Resultate, die namentlich die Annäherung von Arten von zweifelhafter Stellung an einzelne Gruppen gestatten.

Besonderes Gewicht ist bei der Arbeit auf den Vergleich der Gebirgsformen, namentlich der Gebirge des Mediterrangebietes und der Alpenländer gelegt worden, sowie auf die Veränderungen, denen gleiche oder nahe verwandte Arten in dem Aufsteigen von Meeresküste und Flachland in die Gebirge unterworfen sind. Auf diese Behandlung des Stoffes bin ich von Herrn Geheimrat Prof. Dr. Engler hingewiesen worden. Ich gestatte mir an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. Engler für sein gütiges Interesse an meiner Arbeit, während diese im Laboratorium des Kgl. Bot. Museums zu Berlin entstand, meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen. Zugleich ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. E. Gilg für mannigfache Ratschläge, die ich von ihm empfangen habe, zu danken.

Übersicht über die Verbreitung der Gattung.

Die Arten von Plantago sind über die ganze Erde verbreitet, wenn auch einzelne Verwandtschaftskreise nur ein beschränktes Areal einnehmen. Hier, wie auch sonst in der Arbeit, ist die Einteilung zu Grunde gelegt, die Decaisne in DC. Prodr. XIII. 1 gegeben hat. Diese entspricht meiner Ansicht nach mehr den natürlichen Verhältnissen, als die Einteilung von Reiche-Harms in den »Natürlichen Pflanzenfamilien« IV. 3 b., die im allgemeinen auch sich auf die Decaisne'sche stützt. Nur die Unterscheidung der beiden Untergattungen Euplantago und Psyllium nach Harms ist im folgenden berücksichtigt worden, während Decaisne die Untergattung Psyllium als Section Psyllium den anderen Sectionen gleichwertig gegenüberstellt.

Die Untergattung Psyllium ist mit vielen Arten im Mittelmeergebiet verbreitet, nur P. arenaria W. et Kit. nimmt nach Norden zu ein größeres Gebiet ein. Weitaus die meisten Arten der Gattung gehören der Untergattung Euplantago an. Die mehrjährigen Arten der Section Oreades finden sich auf den Gebirgen des Mediterrangebietes von der Sierra Nevada bis nach Persien und in den Alpenländern. Plantago montana

Lam. tritt noch im Mährischen Gesenke wieder auf, dagegen fehlen alle Vertreter der Gruppe in den Gebirgen Nordafrikas. Die von Decaisne in dieselbe Section gestellte P. macrocarpa Cham. mit dem auffallenden Standort auf den Aleuten ist schon wegen ihrer Fruchtform von den Arten der Section Oreades verschieden. Das Centrum ihrer Entwickelung weist ebenfalls im Mediterrangebiet auf die Section Arnoglossum; über ganz Europa ist Plantago lanceolata dieser Gruppe verbreitet. Ein großer Zug von verwandten Formen geht von Europa durch Nordasien bis nach Nordamerika, oder durch das südliche Asien bis Australien. Die Section Lamprosantha ist im ganzen mitteleuropäischen Gebiet (Plantago media) und Nordasien verbreitet. Arten der nahe verwandten Sectionen Heptaneuron und Mesembrynia finden sich im Mediterrangebiet (Plantago Cornuti Gouan.), im asiatischen Steppengebiet (P. kamtschatkica Cham. und P. depressa Willd.) und im östlichen Nordamerika (P. cordata Lam.), dann im südlichen Asien, auf der Insel Java (P. Hasskarlii Zoll.) und besonders in Südaustralien und Tasmanien.

Die Vertreter der Section Leucopsyllium sind in Europa im Mediterrangebiet verbreitet; einige Arten gehen bis nach Afghanistan und der Mongolei oder Vorderindien. In der neuen Welt sind sie außerordentlich zahlreich in Südamerika entwickelt. Die einjährigen Arten sind durch ganz Südamerika in den Gebieten der xerophilen Pflanzen verbreitet; doch steigen sie nicht in die Gebirge hinauf; mehrere Arten finden sich auch im Südosten der Vereinigten Staaten (Plantago gnaphalioides Nutt., P. aristata Michx.). Die mehrjährigen Arten dringen nach Norden nur in den gebirgigen Süden Mexicos vor. Sie folgen dem ganzen Verlauf der Westküste Südamerikas bis Süd-Chile und steigen bis in die höchsten Anden empor (P. Gayana Dcne., P. linearis H.B.K.). Mehrere Arten kommen auch in Süd-Brasilien und Argentinien vor, dem Gebiete von P. Bismarckii Niederl. Durch ihre andinen Arten, die meist schon sehr wenigblütige Ähren haben, tritt die Section Leucopsyllium mit der Section Plantaginella in Verbindung, deren Arten hochandin sind. Einige Arten der Section Plantaginella finden sich außerdem in Tasmanien und auf den Auklandsinseln (Plantago Brownii Rap., P. paradoxa Hook. f.). Durch ganz Südamerika sind die großen Sectionen Cleiosantha und Novorbis verbreitet; einige Arten finden sich auch im östlichen Nordamerika, so Plantago virginica L. noch in Kanada.

Kosmopolitisch sind die Vertreter der Section Coronopus, die sich an den Küsten aller Oceane finden; die reichste Entwickelung hat an den Küsten des Mediterrangebietes statt. Die Arten sind auch im Binnenlande an sandigen und salzhaltigen Stellen weit verbreitet; so schreiten von den nordeuropäischen Küsten und von den Küsten des Mittelmeeres dieselben oder nahe verwandte Arten in ununterbrochener Folge bis in die Hochalpen empor.

Über Morphologie der Gattung Plantago.

Bei einer solchen Verbreitung über die verschiedensten Klimate und Höhen kann es nicht Wunder nehmen, dass sich die verschiedenartigsten Formen der Ausbildung der vegetativen Organe finden. Die Arten sind einjährige oder mehrjährige Pflanzen mit gegenständigen oder meist spiraligen Blättern. Die Arten mit gegenständigen Blättern sind unter der Untergattung Psyllium zusammengefasst. Sie haben alle einen aufrechten Stengel, an dem die Blattpaare durch längere Internodien getrennt sind. Die mehrjährigen Arten haben einen stark verzweigten, verholzten, niederliegenden Stamm; bei Plantago sinaica drängen sich die Blätter am Ende der Äste schopfig zusammen.

Die Arten aller anderen Sectionen haben spiralig gestellte Blätter. Der Stamm ist am häufigsten ein fleischiges Rhizom, das an der Spitze eine Blattrosette trägt. Das Rhizom ist entweder dick und kurz und treibt nur dünne Seitenwurzeln (Plantago major) oder geht in eine längere Pfahlwurzel über (P. lanceolata). Ein sehr langes unverzweigtes, am Boden hinkriechendes Rhizom mit starkem Holzring hat P. Fischeri Engl.

Mehrere Arten haben ein stark verzweigtes Rhizom, das von einem Grundstock zusammen gehalten wird; die zahlreichen Äste gehen entweder weit auseinander oder erzeugen dicht stehend mit ihren endständigen Blattrosetten einen rasigen Wuchs, der namentlich bei alpinen Arten zu finden ist (Section Plantaginella, Plantago alpina). Das ungeteilte Rhizom erhebt sich zu einem kurzen, oberirdischen Stamm, indem die Internodien zwischen den Blättern der Blattspirale verlängert werden; Formen mit verlängertem Stamm kommen neben den gewöhnlichen vor bei Plantago lanceolata und P. lusitanica. Die höchste Ausbildung dieser Art findet sich bei P. princeps Cham. et Schlt. von den Hawai-Inseln mit ihrem einfachen bis mehrere Fuß hohen Stamm; auch hier ist der Stamm aus einem Rhizom mit verlängerten Internodien zwischen den Blättern entstanden zu denken.

Dem unterirdischen verzweigten Rhizom entspricht der oberirdische verzweigte Stamm. Formen dieser Art finden sich zahlreich bei den mehrjährigen Arten der Section Leucopsyllium, während die einjährigen Arten dieser Section alle einen kurzen, gestauchten Stamm und eine lange Spindelwurzel haben. Ein Anfangsstadium des strauchartigen Wuchses bildet Plantago albicans L., deren Stamm stark verzweigt und verholzt ist. Doch stehen die großen Blätter nur an den Spitzen der Äste in Büscheln. Dagegen haben südamerikanische Arten dieser Section (P. Bismarckii Niederl., P. sericea Ruiz. et Pav.) ein weitverzweigtes oberirdisches System mit starken Ästen, die am oberen Ende dicht mit schmalen Blättern besetzt sind und weiterhin mit den Scheiden der abgefallenen Blätter bedeckt sind.

Die Blätter der einzelnen Arten sind von außerordentlich verschiedene Gestalt und Behaarung mit allen Übergängen zwischen den einzelnen Formen. Bei den Arten mit fleischigem Rhizom und Blattrosette sind breite, flache, ganzrandige Blätter vorherrschend, die entweder sitzend oder nur kurz gestielt, oder in Spreite und langen Stiel gegliedert sind (P. Cornuti Gouan). Der Blattstiel verbreitert sich am Rhizom zu einer Scheide. Die Blätter sind von 5—7 parallelen Hauptnerven durchzogen, die getrennt den Blattstiel durchlaufen und in den Stamm eintreten. Im Blattstiel sind die Bündel gewöhnlich in einem schwach gekrümmten Bogen angeordnet, doch kommt es auch vor, dass die Bündel auf dem Querschnitt auf einem Kreise liegen (P. Cornuti Gouan., P. cordata Lam.). Die Blätter sind kahl (z. B. P. cordata Lam.) oder meist schwach behaart.

Eine ganz andere Gestalt zeigen die Blätter vieler Arten der Leucopsyllium-Gruppe; hier sind die Blätter pfriemlich, schwach zugespitzt, sitzend mit einer breiten, dreieckigen Scheide, im Querschnitt rundlich, dicht seidig behaart (P. Bismarckii Niederl., P. sericea Puiz. et Pav.). Blätter von derselben Form, seidig behaart oder kahl, finden sich auch in der Plantaginella-Gruppe. In der Section Leucopsyllium finden sich jedoch alle Übergänge bis zu lanzettlichen und spatelförmigen Blättern, die meist seidig behaart sind (P. albicans L.).

Es lassen sich folgende Haupttypen der Blätter aufstellen, die durch mannigfache Übergänge verbunden sind:

1. Blätter mit deutlicher Verschiedenheit der Ober- und Unterseite, kurz oder lang gestielt, schwach behaart oder kahl, lanzettlich bis eiförmig oder rundlich, von 5—7 parallelen Nerven durchzogen (P. major, P. lanceolata).
2. Blätter lineal bis lanzettlich, mit Verschiedenheit der Ober- und Unterseite, dicht behaart, von 3—5 parallelen Nerven durchzogen. P. saxatilis M. B., Formen der Section Leucopsyllium (P. ovata etc.).
3. Blätter lineal, kahl oder schwach behaart. P. alpina, P. maritima.
4. Blätter pfriemlich, kurz, sitzend, rundlich, dicht behaart, mit breiter Scheide. P. Bismarckii Niederl., P. nubigena H.B.K.

Ebenso sind die Blütenschäfte namentlich in der Länge und Behaarung bedeutend verschieden, von den hohen aufrechten Blütenschäften von P. gigantea bis zu den kurzen Blütenschäften und wenigblütigen Ähren von P. Bismarckii Niederl. und den ganz kurzen Blütenschäften mit 1—2-blütigen Ähren der Section Plantaginella, die in den dichten Blattrosetten der Pflanze verborgen sind.

Gewöhnlich beschließen die Blüten Achsen dritter Ordnung; bei einigen Arten jedoch, die sonst dieses gewöhnliche Verhalten zeigen, kommt es manchmal zu starker Verzweigung der Infloresceenz. Bei einzelnen Exemplaren von P. major kommt es vor, dass die unteren Bracteen am Blütenschaft laubartig, kurz gestielt werden. Sie sind dann steril, während der

obere Teil des Blütenschaftes normal ist. Oder alle Bracteen sind laubartig und tragen in den Achseln ausgebildete Blüten, die bis zu 15 Samen erzeugen. Ein anderes Exemplar zeigte ein doppeltes Verhalten: an einem Blütenschaft waren die laubartigen Bracteen am Ende schopfig zusammengedrängt und sämtlich steril; an einem anderen standen in den Achseln der Bracteen nicht Einzelblüten, sondern kurze Seitenzweige, die wiederum Bracteen mit unausgebildeten Blüten in den Achseln trugen. Hier ist schon ein Übergang zu der Varietät P. major var. paniculata Dcne. vorhanden. Bei dieser Varietät ist der Blütenschaft schon bald über dem Boden stark verzweigt; die Zweige stehen in spiraliger Folge in den Achseln kleiner lanzettlicher Tragblätter. Der junge Blütenstand besteht aus einem unverzweigten Schaft und einer cylindrischen Ähre. Doch stehen in den Achseln der Bracteen nicht Einzelblüten, sondern kurze Ährchen. Später werden die Internodien verlängert, so dass ein rispiger Blütenstand entsteht, dessen Äste weit auseinander gespreizt sind. Die Verzweigung schreitet noch weiter fort, so dass die Blüten Achsen 4. bis 6. Ordnung beschließen. Die Blüten sind rudimentär, die Kelchblätter umschließen noch ein deutlich entwickeltes Perigon, während die Sexualorgane vollständig unentwickelt bleiben. Ähnliche Vorkommnisse finden sich auch bei P. lanceolata. Man kann sie als Missbildungen bezeichnen, die durch ein luxurierendes Wachstum zu stande kommen, wobei die Fortpflanzungsfähigkeit eingeschränkt oder aufgehoben wird.

Näher braucht hier auf die bekannte Blütenmorphologie der Gattung nicht eingegangen zu werden, doch mögen noch einige abweichende Verhältnisse erwähnt werden. Die Ähre von P. uniglumis Wallr. ist wie die mehrerer verwandter Arten einblütig, doch sind zwei Deckblätter vorhanden, die sich in beinahe gleicher Höhe gegenüberstehen. Das obere Deckblatt trägt in seiner Achsel eine Blüte, während das untere steril ist. Hierdurch zeigt sich auch, dass die Einzelblüte nicht terminal an der zweiten Achse steht.

Durch unvollkommene Ausbildung entweder der männlichen oder der weiblichen Organe werden einzelne Arten physiologisch monöcisch, so P. rigida Kunth. Die niedrige Pflanze bildet in den Anden von Ecuador dichte, große, rasige Polster, die oft über ein Quadratmeter groß sind. Bei einem Exemplar nun ragen die Staubfäden weit aus der Blüte hervor und haben lange lanzettliche Antheren, während der kurze Griffel in die Perigonröhre eingeschlossen ist. Bei einem anderen Exemplar dagegen ragt der Griffel um das 3—4fache der Blütenlänge aus dieser hervor, während die fast sitzenden, unentwickelten Antheren in die Perigonröhre eingeschlossen sind. Die Blüten stehen einzeln auf ganz kurzen Stielen in den Blattrosetten verborgen. Nach der Befruchtung wird die Kapsel durch ein langes Karpophor, eine runde Säule, emporgehoben und steht frei an dessen Spitze, während die Blütenhüllen am Grunde des Karpophors stehen bleiben.

Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der Gattung Plantago.

Anatomie des Blattes.

Untergattung Psyllium Harms (Dcne.).

Die Blätter sind lineal-lanzettlich bis pfriemlich, flach ausgebreitet oder mehr fleischig, wobei die Form des Querschnittes ungefähr dreieckig ist.

Epidermis und Behaarung.

Die Epidermiszellen sind meist regelmäßig rundlich, die Verdickung der Außenwände ist wechselnd. Sind die Außenwände stärker verdickt, so ist auch immer eine starke cuticularisierte Lage vorhanden und zwar liegt sie der Epidermis nicht als eine einfache glatte Schicht auf, sondern ist gewellt oder mit kleinen Zacken und Zähnen versehen. Besonders stark sind die Epidermiszellen immer vor den Gefäßbündeln und an den rundlichen Enden des Querschnittes verdickt. Namentlich die strauchigen Arten zeichnen sich durch starke Verdickung der Wände der Epidermiszellen aus. Diese sind dann viereckig oder von unregelmäßiger Gestalt, bald höher, bald flacher. Die Spaltöffnungen liegen stets zahlreich auf beiden Seiten des Blattes. Bei keiner Art sind besondere Schutzeinrichtungen vorhanden, sondern sie liegen im Niveau der Epidermiszellen oder etwas hervorgewölbt. Ihre Nebenzellen sind kleiner als die umgebenden Epidermiszellen. Die Schließzellen sind groß, die Cuticularleiste läuft jederseits in einen spitzen Schnabel aus.

Am Grunde des Blattes finden sich stets lange, vielzellige, zarte Wimperhaare, die in eine feine Spitze auslaufen. Die Blattspreite ist sehr selten unbehaart (P. stricta Schousb.). Die Untergattung Psyllium ist charakterisiert durch Köpfchenhaare, die sonst bei Plantago nicht vorkommen. Entweder finden sich mehrzellige, stiellose Drüsen, oder ein mehrzelliges Köpfchen sitzt auf einem zarten, einzelligen Stiele, oder ein mehrzelliger Stiel trägt ein einzelliges Köpfchen; im letzteren Falle sind 1—2 Zellen unter dem Köpfchen zartwandig, während die Epidermiszelle und die ersten Zellen des Haares verbreitert sind und verdickte Wände zeigen. Am verbreitetsten sind kurze, kräftige Spitzenhaare, die aus einer stark vergrößerten Epidermiszelle bald in eine kurze Spitze übergehen und stark verdickte Wände haben. Sie sind oft nur 2—3 zellig und spitzen sich aus ihrer Basis rasch zu. Ihre Spitze ist immer gebogen nach der Spitze des Blattes gerichtet. Sie setzen so der Biegung großen Widerstand entgegen, das Blatt fühlt sich rauh an. Neben diesen Haaren kommen einfache Verdoppelungen der Epidermis vor: auf mehreren Epidermiszellen sitzt eine große, nach außen gerundete Zelle mit starken Wänden auf (so besonders bei P. mauretanica).

Das grüne Gewebe.

Die Form des Blattquerschnittes ist ein Oval oder nähert sich mehr einem Dreieck mit abgestumpften Ecken. Immer ist das Blatt isolateral ausgebildet. Die oft ziemlich breiten Blätter von P. arenaria W. et Kit. haben nur ein dünnes Blattgewebe; auf jeder Seite liegen 1—2 Reihen kurzer Palissadenzellen und dazwischen wenige Reihen dicht schließenden Schwammparenchyms. Dagegen zeigen die pfriemlichen Blätter von P. Cynops L., deren Querschnittsform dreieckig ist, jederseits 2—3 Reihen von Palissadenzellen, während der übrige Raum von dichtem Schwammparenchym erfüllt ist. Das Blatt wird von 3 parallelen Gefäßbündeln durchzogen; auf dem Querschnitte liegt eins in der Mitte und zwei in den rundlichen Enden. Die Enden des Querschnittes sind stets mit Palissaden ausgefüllt, die in radial zum Gefäßbündel gerichteten Reihen stehen. Vor dem mittleren Bündel liegt ein Vorsprung, der als Nerv auf der Blattunterseite hervortritt. In diesem finden sich entweder runde Parenchymzellen oder auch Reihen von kurzen Palissaden, die in der Richtung auf das Bündel in Reihen angeordnet sind. Dem Vorsprunge gegenüber auf der Blattoberseite wird die continuierliche Reihe der Palissaden nicht unterbrochen, die oft bis an die Bündelscheide herantreten. Bei mehreren Arten mit fleischigeren Blättern wird das grüne Gewebe durch starke Palissadenentwickelung fast ganz gleichförmig, so bei P. squarrosa Murr. und bei P. sinaica Barnd.

Von den 3 Gefäßbündeln des Blattes ist das mittlere, vor dem ein Vorsprung entwickelt ist, das stärkste. Die schützenden Bastbelege, deren Zellen eine wechselnde Verdickung zeigen, greifen niemals zu einem geschlossenen Ringe zusammen. Den größten Teil des Bündels nehmen die Gefäße ein, die in kurzen Reihen angeordnet sind. Die Bündel sind im Querschnitte rund, von einer Scheide aus zarten, polygonalen Parenchymzellen umgeben.

Untergattung Euplantago Harms.

Epidermis und Behaarung.

Die Blätter nach dem ersten Typus haben 5—7 parallele Nerven, die auf dem Rücken des Blattes mehr oder weniger stark hervorspringen. Die Epidermis ist vor diesen Nerven anders gebaut als an der Blattfläche. An den Vorsprüngen sind die Epidermiszellen klein, rundlich, nach außen sehr stark verdickt, häufig mit starker, etwas gewellter Cuticula. An die Epidermis schließen sich hier mehrere Reihen Collenchymzellen an, deren Verdickung wechselt. Häufig ist sie nicht gleichmäßig, so dass das Lumen unregelmäßig polygonal oder spaltenförmig wird. Von den Epidermiszellen des vorspringenden Nerven findet ein langsamer Übergang zu den Epidermiszellen der Blattfläche statt. Diese sind meist langgestreckt, unregelmäßig viereckig und haben nur schwache Außenwände. Die Länge der

Epidermiszellen, wie ihre Gestalt ist sehr wechselnd; zwischen der Oberseite und Unterseite des Blattes wird gewöhnlich kein Unterschied gemacht. Die Spaltöffnungen liegen immer auf beiden Seiten des Blattes, gewöhnlich in gleicher Höhe mit den Epidermiszellen oder etwas herausgehoben. Die Cuticularleiste ihrer Schließzellen läuft in einen kurzen Schnabel aus. Die Nebenzellen unterscheiden sich gar nicht oder nur durch etwas geringere Länge von den Epidermiszellen. Eine besondere Unterscheidung der Ober- und Unterseite zeigen Exemplare von P. princeps Cham. et Schlt. Die Epidermiszellen sind hier ebenfalls niedrig, unregelmässig viereckig und nicht stark verdickt, doch finden sich auf der Oberseite des Blattes unter der Epidermis noch zwei Reihen von langen, inhaltslosen Zellen von gleicher Form mit unregelmäßig gebogenen Querwänden. Diese Ausbildung unterbleibt wiederum bei anderen Exemplaren.

Bei P. alpina, die schmal linealische Blätter hat, tritt nur der Mittelnerv auf der Rückseite des Blattes stärker hervor. Der Vorsprung ist aber nicht wie bei anderen Arten im Querschnitte halbkreisförmig, sondern es springen mehrere größere oder kleinere Zacken vor, die mit Collenchym gefüllt sind. Die Epidermis besteht hier aus rundlichen, stark verdickten Zellen, während die Epidermiszellen auf der Blattfläche mehr viereckig sind, großlumig mit stark verdickter Außenwand. Die Spaltöffnungen sind beiderseits zahlreich, die Schließzellen laufen in einen spitzen Schnabel aus. Die Nebenzellen sind durch ihre geringere Höhe und Breite von den anderen Epidermiszellen verschieden.

Auch bei Arten, deren Epidermis am Blatt eine außerordentlich starke Außenwand hat, liegen die Spaltöffnungen mit den Epidermiszellen in gleicher Höhe; so bei P. acanthophylla Dcne. Hier sind die Schließzellen der Spaltöffnungen nur so lang, wie die Außenwand der Epidermis breit ist: doch geht das Lumen der Nebenzellen höher hinauf als das der anderen Epidermiszellen und erreicht mit einer schmalen Zone das Lumen der Schließzellen, von dem es nur durch eine schwache Wand getrennt ist. Eine schwache Einsenkung der Spaltöffnungen habe ich nur bei einer Art, P. macrorrhiza Poir. bemerken können. Die sonst sehr starke Außenwand der Epidermiszellen ist vor den Schließzellen nur schwach, so dass eine Einsenkung entsteht, an deren Grunde die Schließzellen liegen. Der starke Cuticularstrang zieht sich bis zu den Schließzellen herunter und endet mit einem dicken Schnabel.

Bei den Arten mit pfriemlichen Blättern, die eine dichte seidige Behaarung zeigen, ist diese noch mit starker Verdickung der Epidermisaußenwand vereinigt. Die Epidermiszellen sind regelmäßig viereckig und großlumig, nur nach außen stark verdickt; besonders hervortretend ist die außerordentlich starke Ausbildung der Cuticula, die als ein dicker Strang der Epidermis aufliegt. Die durch die dichte Behaarung geschützten Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt, sondern liegen im Niveau der Epidermis-

zellen. Sie sind gewöhnlich ziemlich groß, mit ihren Schließzellen in die Nebenzellen hineingebogen. Die Cuticularleiste geht in einen spitzen Schnabel aus.

Fast alle Arten von Plantago zeigen eine zottige Behaarung der Blattbasen. Vollständige Kahlheit der Blätter kommt selten vor: P. lanceolata var. altissima, P. cordata Lam. Bei den Blättern vom 1. Typus, die eine nur schwache Behaarung aufweisen, sind zwei Formen von Trichomen zu unterscheiden; für die Section Polyneuron (P. major) ist folgende Haarform charakteristisch: Die zartwandigen Haare haben eine unveränderte Epidermiszelle als Fußzelle, sind 3-vielzellig mit quadratischen bis rechteckigen Zellen und laufen in eine Spitze aus. Die zweite Form der Haare, die für die Section Arnoglossum (P. lanceolata) charakteristisch ist, ist nach folgender Art gebaut: Auf einer vergrößerten und hervorgewölbten Epidermiszelle steht eine quadratische zartwandige Fußzelle und auf dieser eine lange peitschenförmige Zelle mit stark verdickten Wänden. Diese Form der Trichome ist am weitesten verbreitet und erreicht ihre höchste Ausbildung bei den Blättern nach dem 4. Typus. Im folgenden soll die Haarbekleidung bei P. Bismarckii Niederl. geschildert werden. Die Blätter von P. Bismarckii sind von einem anliegenden weißen Haarfilz bedeckt. Die Epidermis ist nach außen sehr stark verdickt und von einer dicken Cuticula bekleidet. Zahlreiche Epidermiszellen wölben sich stark nach außen und tragen Haare. Schon die Hervorwölbung der Epidermiszelle und dann das Haar selbst ist nach der Spitze des Blattes zu gerichtet, dicht anliegend. Die hervorgewölbten Epidermiszellen tragen eine quadratische, zartwandige Fußzelle und auf dieser eine lange peitschenförmige Zelle, deren Wand bis zum Verschwinden des Lumens verdickt ist. Abweichend vom gewöhnlichen Verhalten ist, dass an der Hervorwölbung der Epidermis noch durch eine Wand, die der Außenwand der anderen Epidermiszellen parallel läuft, eine Zelle abgetrennt wird, die nur durch zarte Wände von der Epidermiszelle einerseits, von der quadratischen Fußzelle andererseits geschieden ist. Der starke Cuticularstrang der Epidermis verläuft bis zum Ende der Hervorwölbung der Epidermiszelle. Da das Haar nach der Spitze des Blattes zu gerichtet ist, bekommt man auf Querschnitten die verschiedensten Bilder, die oft nur wie Ausstülpungen der Epidermiszellen aussehen. Bei P. Bismarckii ist also eine Combination von starker Epidermisverdickung und dichter Haarbekleidung vorhanden, die in derselben Weise bei P. sericea Ruiz et Pav. wiederkehrt.

Einfacher ist der Bau der Haare bei P. albicans L., deren Blätter ebenfalls dicht weißlich behaart sind. Auch hier ist die Epidermisaußenwand stark verdickt, doch wird in der Hervorwölbung die zweite Zelle nicht abgetrennt, sondern das Lumen der Epidermiszelle erstreckt sich bis zu der quadratischen Fußzelle, von dieser nur durch eine schwache Wand getrennt. Von hier aus existieren zahlreiche Übergänge bis zu dem Falle

von P. lanceolata, wo die Epidermiszellen zartwandig sind und nur wenig hervorgewölbt die quadratische Fußzelle tragen.

Die Art der Trichome ist also bei der Untergattung Euplantago sehr einförmig, die Anzahl dagegen außerordentlich wechselnd. Auf die Bedeutung der Behaarung für die Pflanze wird später eingegangen werden.

Das grüne Blattgewebe.

Bei den breiten und flachen Blättern sehr vieler Arten sind die Vorsprünge vor den Bündeln mit runden Parenchymzellen erfüllt, die in die Reihen der Collenchymzellen übergehen. Die Parenchymzellen erstrecken sich bis zur Gefäßbündelscheide. Fast stets sind die Blätter isolateral ausgebildet und das Palissadengewebe vom Schwammgewebe nicht deutlich geschieden. Auf jeder Seite des Blattes liegen 1—3 Reihen breiter, meist quadratischer Palissadenzellen. Von ihnen hebt sich das Schwammgewebe wenig ab, da es aus dichtschließenden, polygonalen Zellen besteht. Die isolaterale Ausbildung zeigt sich auch schon darin, dass die Spaltöffnungen auf beide Seiten gleichmäßig verteilt sind und die Epidermiszellen beiderseits gleich gebaut sind. Öfters wird die isolaterale Ausbildung etwas modificiert, indem sich auf der Oberseite kurze quadratische Zellen dicht zusammenschließen, auf der Unterseite das grüne Gewebe lockerer steht. Dies hängt mit der Stellung der Blätter zusammen. So sind die Gewebeformen noch mehr getrennt bei P. media, deren Blätter dem Boden mit ihrer Unterseite angedrückt sind. Bei dieser Art liegen auf der Oberseite des Blattes 2—3 Reihen dichter Palissadenzellen, die ungefähr zweimal so lang als breit sind; daran schließen sich 5—6 Reihen unregelmäßig rundlicher Schwammgewebezellen. Die unterste Reihe liegt den Epidermiszellen breit an, deren Form folgend.

Im allgemeinen aber kann man die Isolateralität als typischen Bau für die breiten und flachen Blätter bezeichnen, wobei entweder das ganze grüne Gewebe gleichartig ist, oder doch Palissaden und Schwammgewebe nur wenig unterschieden und die Zellformen in einander übergehend.

Bei den anderen Blatttypen ist die Ausbildung des grünen Gewebes in mannigfacher Weise modificiert, da an die Arten so verschiedene Ansprüche durch Klima und Standort gestellt werden. Das Blatt von P. sericea Ruiz et Pav. z. B. oder von P. Bismarckii Niederlein hat einen ovalen Querschnitt, in dem 3 runde Bündel liegen; fast das ganze Gewebe des Blattes besteht aus Palissadenzellen. Die beiden rundlichen Enden des Querschnittes sind ganz mit Palissadenzellen erfüllt, die sich in radialen Reihen bis zur Bündelscheide hinziehen. Sie stehen dicht, sind stabförmig gestreckt und 5—6 mal so lang als breit. Auch sonst ist das Blatt rings von 2—3 Reihen von Palissadenzellen umgeben, so dass für das dichte Schwammgewebe nur ein kleiner Raum zwischen den drei Bündeln übrig bleibt. Die Ausbildung hat hier dasselbe Endziel wie in der Psylliumgruppe erreicht.

Zwischen diesen Extremen existieren zahlreiche Übergänge. So hat z. B. das Blatt von P. albicans L., einer mediterranen Art mit dichter Haarbekleidung, auf der Oberseite 1—2 Reihen stabförmiger Palissadenzellen, die 2—3 mal so lang als breit sind und dicht schließen. Auf der Unterseite ist ebenfalls eine Reihe Palissadenzellen entwickelt, doch stehen die Zellen meist locker und nicht immer senkrecht zur Epidermis. Dazwischen liegen einige Reihen rundlicher Schwammgewebezellen. Eine ähnliche Ausbildung zeigt das linealische Blatt von P. alpina. Bei dieser Art finden sich beiderseits 2 Reihen von kurzen, dicht stehenden Palissaden, die $1\frac{1}{2}$—2 mal so lang als breit sind; dazwischen liegen nur 2—4 Reihen von Schwammgewebezellen, die polygonal sind und dicht schließen. Die beiden abgerundeten Enden des Querschnittes sind mit Palissaden erfüllt, die in radialen Reihen zum Bündel gerichtet sind. Das Ende des Querschnittes verläuft plötzlich in eine kurze Spitze, die mit starken Collenchymzellen ausgefüllt ist, so dass auf beiden Seiten des Blattes ein weißlicher, häutiger Membranflügel verläuft Es sind hier aus der großen Mannigfaltigkeit nur wenige typische Fälle beschrieben worden, da auf das Assimilationsgewebe bei der Berücksichtigung der klimatischen Verhältnisse noch ganz besonders eingegangen werden muss.

Gefäßbündel im Blatt.

Bei den Blättern des 1. Typus wird die Spreite von 5—7 Bündeln durchzogen, die nach der Blattspitze zu convergierend gesondert verlaufen. Sie sind durch ein Netz von kleinen Gefäßsträngen verbunden. Die größeren Bündel haben einen doppelten Schutz durch die starken Vorsprünge mit ihrer Collenchymverstärkung und durch Bastbelege an den Bündeln. Die Bündel sind von einer continuierlichen Parenchymscheide aus regelmäßig polygonalen Zellen umgeben. Beiderseitig ist ein Bastbeleg vorhanden; der eine Bastteil liegt bogenförmig vor dem ebenso gestalteten Phloem, der andere bildet einen Kreissector. Die Gefäße liegen in kurzen radialen Reihen. Die Stärke, wie die Art der Wandverdickung der Bastzellen ist sehr wechselnd. Die Zellen können bei der Verdickung ein kreisrundes Lumen behalten oder unregelmäßig verdickt werden, so dass ein polygonales bis spaltenförmiges Lumen übrig bleibt. Die Gefäßbündel verlaufen getrennt in den Blattstiel, der von der Blattspreite mehr oder weniger abgesetzt ist. Sie liegen auf dem Querschnitt gewöhnlich auf einem flachen Kreisbogen. Vor jedem Bündel ist ein Vorsprung, an dem die Epidermis meist sehr stark verdickt ist und mehrere Reihen starker Collenchymzellen sich der Epidermis anschließen. Ebenso sind die beiden Enden des Querschnittes stets mit Collenchymzellen erfüllt. Bei mehreren Arten jedoch (P. Cornuti Gouan.) ist der Querschnitt des Blattstieles oval bis rundlich und die Gefäßbünde. liegen allseitig nach außen gerichtet, jedes mit einem Vorsprung. Bei einem Exemplar von P. Cornuti z. B. waren 5 größere Bündel auf dem Quer-

schnitt verteilt, dazwischen auf dem Kreise mehrere kleine, die sich später den größeren anschließen und nicht in den Stamm eintreten. Im unteren scheidig verbreiterten Teil war der Blattstiel wieder in 2 Flügel ausgezogen und die Bündel lagen auf einem flachen Kreisbogen. Bei P. alpina greifen die beiderseitigen Bastbelege zu einem Ringe zusammen; die Gefäße sind in kurzen, nicht radialen Reihen angeordnet. Das Bündel ist von einer regelmäßigen Parenchymscheide umgeben. Die Blätter von der Form wie bei, P. Bismarckii Niederl. haben meist 3 continuierliche Gefäßstränge zwischen denen auf dem Querschnitte noch mehrere kleinere Bündel liegen. Die Bündel sind groß, kreisrund, mit regelmäßiger Scheide, deren Zellen stark verdickt sind, und haben beiderseits einen starken Bastbelag, dem auf der einen Seite der bogenförmige Phloemteil anliegt. Der Mittelraum wird von Gefäßen eingenommen, die in kurze Reihen nicht radial gestellt sind.

Anatomie des Blütenschaftes.

Die in den Blattachseln stehenden Blütenschäfte sind von außerordentlich wechselnder Länge, von den hohen, aufrecht stehenden Blütenschäften von P. altissima an bis zu den nur 1—2 cm langen Blütenschäften andiner Arten. Die Art der Behaarung ist meist der Behaarung der Blätter entsprechend. So finden sich bei den Arten der Untergattung Psyllium am Blütenschaft kurze Spitzenhaare, Köpfchen- und Drüsenhaare. In der Section Arnoglossum dagegen ist die Behaarung anders als am Blatt; der Blütenschaft ist kahl oder namentlich am oberen Ende mit zarten Spitzenhaaren besetzt. Bei den mit P. major verwandten Arten ist der Blütenschaft meist kahl oder trägt nur wenige Spitzenhaare. Ein seidiges Indument findet sich bei vielen Arten aus der Section Leucopsyllium, entsprechend der Behaarung des Blattes.

Zwei Eigentümlichkeiten der Anatomie des Blütenschaftes zeichnen alle Arten der Gattung aus; ein mehrreihiger Stereomring, an den sich die Gefäßbündel anlegen und eine einzellige Rindenscheide, die die grüne Rinde dem Stereomring gegenüber abgrenzt.

Bei den Arten mit großen und flachen Blättern ist der Blütenschaft meist lang und aufrecht, kantig oder rund. Die Epidermiszellen sind rundlich, klein, mit stark verdickten Außenwänden; öfters findet man Spaltöffnungen. Häufig schließen sich an die Epidermis 1—3 Reihen stark collenchymatisch verdickter Zellen an. Dann folgt eine mehrreihige grüne Rindenschicht, die aus lockeren, runden Parenchymzellen besteht. Die letzte Reihe des Rindenparenchyms nach dem Bastring zu besteht dagegen aus gleichmäßig polygonalen Zellen ohne Inhalt, an die sich nach innen zu die Bastzellen lückenlos anlegen, der Form der Rindenscheidenzellen folgend. Nur selten ist die Rindenscheide nicht in vollkommener Weise ausgebildet,

wobei sich dann einzelne Chlorophyllkörner in den Zellen finden. Die Zellen der Rindenscheide sind im Längsschnitt langgestreckt rechteckig, während die Rindenzellen mehr rundlich oder unregelmäßig polygonal gebaut sind. Man wird diese Zellreihe als Organ für die Wasserversorgung der Rindenschicht bezeichnen können, wofür auch ihre langgestreckte Gestalt gegenüber den Zellen des Rindenparenchyms spricht. Der mehrreihige Stereomring fasst geschlossen die Gefäßbündel ein und verleiht als ein Hohlcylinder aus starken mechanischen Elementen dem Blütenschaft eine hohe Festigkeit. Die Anzahl der Zellreihen des Ringes, sowie die Stärke der Verdickung seiner Zellen ist außerordentlich wechselnd. Oft finden sich mehrere Reihen runder, stark verdickter, verholzter Bastzellen, oder die Wandverdickung kann ungleichmäßig sein, so dass das Lumen unregelmäßig polygonal bis spaltenförmig wird. Manchmal ist der Bast durch Collenchym ersetzt, dessen Zellen mit grünem Inhalt versehen sind. Von dem Ringe aus findet ein langsamer Übergang zum Mark hin statt. Im Centrum besteht das Mark aus großen, zarten Parenchymzellen mit großen Intercellularen. Nach dem Stereomring zu werden die Zellen immer kleiner und verdicken ihre Wände mehr oder weniger stark, wodurch sie sich der Form der Bastzellen annähern. Den Übergang vom Stereomring zum Mark kann man am besten auf einem Längsschnitte verfolgen. Die Bastzellen sind englumig, lang und greifen mit scharf zugespitzten Enden in einander; je weiter man nach dem Mark zu geht, desto kürzer und weitlumiger werden allmählich die Zellen; die Querwände werden immer weniger schräg, bis die typischen Markzellen auftreten, die 2—3mal so lang als breit sind und gerade Querwände haben. An den Stereomring legen sich die Gefäßbündel an, die also auf der einen Seite vom Stereomring, auf der anderen Seite von der Markscheide begrenzt sind. Ist der Blütenschaft kantig, so liegt in den Ecken des Querschnittes je ein Gefäßbündel, während zwischen ihnen noch einige Bündel sich an den Ring anlegen, die nur aus wenigen Gefäßen bestehen. Auf dem Querschnitt großer runder Blütenschäfte sind oft viele Bündel (bis zu 20) gleichmäßig auf einem Ringe verteilt. Der Gefäßteil besteht aus kurzen, radialen Reihen von Ring- und Spiralgefäßen, die von zarten Parenchymzellen umgeben sind.

Für alle Arten der Gattung ist charakteristisch die Vermehrung der Siebröhrenbündel. Auf der Grenze des Markes und des Stereomringes liegen nicht nur vor den Gefäßteilen der Bündel mehrere kleine Siebröhrenbündel, sondern auf dem ganzen Querschnitt liegen zahlreiche kleine Siebröhrenbündel auf der Grenze des Markes und des Stereomringes verteilt, die so vermehrt werden können, dass sie fast einen continuierlichen Ring bilden, der immer nur von einzelnen Bastzellen unterbrochen wird. Die erwähnten, für die ganze Gattung charakteristischen Merkmale finden sich auch bei den reducierten Typen, wie bei den andinen Arten, die nur einen ganz kurzen Blütenschaft entwickeln. So hat z. B. der Blüten-

schaft von P. uniglumis Wallr., einer Art der chilenischen Anden, folgenden Bau: Der Blütenschaft ist dicht mit zarten Spitzenhaaren besetzt, die aus wenigen langgestreckten Zellen bestehen. Die Epidermiszellen sind klein, rundlich mit schwachen Außenwänden. Die Rindenschicht nimmt den größten Teil des Querschnittes ein; sie besteht aus mehreren Reihen verhältnismäßig großer, rundlicher Zellen. Eine deutliche Rindenschicht ist nicht entwickelt. Der Stereomring ist angedeutet, indem sich an die Rinde ein mehrreihiger Ring aus zarten, chlorophyllfreien Zellen anschließt, die lang und englumig sind und mit spitzen Enden in einander greifen. An ihn legen sich 3 Gefäßbündel mit wenigen Gefäßen, die auf einem Ringe von kleinem Durchmesser liegen. Das Mark ist wenigzellig und nimmt nur einen kleinen Teil des Querschnittes ein. Auch bei P. pauciflora Hook. aus Süd-Chile liegen an der Grenze des Bastringes viele kleine Siebröhrenbündel, während sich nur 4 Gefäßbündel diagonal gegenüber stehen, von denen 2 ganz klein sind und nur aus wenigen Gefäßen bestehen.

Anatomie des Stammes.

Untergattung Psyllium.

Bei allen Arten der Psylliumgruppe ist der Stamm oberirdisch und trägt gegenständige Blätter. Er ist entweder krautig und meist unverzweigt, wie bei den einjährigen, oder niederliegend, reich verzweigt, wie immer bei den strauchartigen Formen.

Bei den einjährigen Arten wird kein Periderm entwickelt; die ursprüngliche Epidermis bleibt bestehen. Sie besteht aus rundlichen Zellen mit stark verdickten Außenwänden. Öfters finden sich Spaltöffnungen. Die dicke Cuticula ist nicht glatt, sondern mannigfach gezähnelt und gewellt. Die der Epidermis anliegenden Rindenschichten weisen häufig eine starke Verdickung auf. Die Breite der Rindenschicht ist verschieden, ihre Zellen sind zartwandige, runde Parenchymzellen mit großen Interstitien. Wie bei den Blütenschäften besteht die letzte Reihe des Rindenparenchyms aus chlorophylllosen, regelmäßig polygonalen Zellen, die also eine Rindenscheide bilden, die sich an einen mehrreihigen Stereomring lückenlos anschließt. Die Breite des Stereomringes ist wechselnd, wie auch die Stärke der Wandverdickung der einzelnen Zellen. So kann der Fall eintreten, dass in dem geschlossenen Ring der größte Teil aus zartwandigen Zellen besteht, und nur einzelne Zellen verholzt sind. Immer aber sind die Zellen im Längsschnitt englumig, langgestreckt und mit spitzen Enden in einander greifend. Auch wenn der Stereomring stark verholzt ist, finden sich stets einzelne Stellen, wo die Zellen zartwandig sind, oft nur eine radiale Zellreihe.

Alle Arten besitzen einen geschlossenen Holzring, der nur aus verholzten Elementen besteht. Die Gefäßteile der ursprünglichen Bündel mit ihren Ring- und Spiralgefäßen liegen von kleinen zarten Parenchymzellen umgeben

an der Innenseite des Holzringes. Im secundären Holz sind nur Gefäße und Tracheiden mit gehöften Poren zu finden. Die Tracheiden nähern sich in ihrer Form mehr den Gefäßen oder sie sind englumig und mit spitzen Enden in einander getrieben und vertreten so Libriformfasern. Der Holzring ist nicht im ganzen Verlauf des Stengels überall geschlossen. Namentlich im unteren Teile des Stengels finden sich parenchymatische Unterbrechungen, die sich vom Marke bis zur Rinde erstrecken und zwischen beiden eine Verbindung herstellen. Die direct an das Holz angrenzenden Reihen der parenchymatischen Unterbrechungen verholzen; ihre dichtschließenden, verholzten Zellen unterscheiden sich aber von den eigentlichen Holzzellen durch ihre Größe und unregelmäßig polygonale Gestalt. In der Mitte bleiben die Zellen unverholzt. Die Parenchymstreifen unterbrechen auch mit zarten großen Zellen den Stereomring und erstrecken sich bis zur Rinde. Über die principielle Bedeutung dieser Unterbrechungen wird noch genauer gesprochen werden. Das Mark besteht immer aus zarten, großlumigen, rundlichen Parenchymzellen mit großen Interstitien. Nach dem Holze zu werden die Markzellen kleiner und mehr oder weniger stark verdickt. Cambium und Leptom bilden wie das Holz geschlossene Ringe, sind wenigreihig und legen sich an den Stereomring an.

Die mehrjährigen strauchigen Formen unterscheiden sich in ihrer Anatomie dadurch von den einjährigen, dass kein geschlossener Stereomring ausgebildet wird, und dass der Stamm von einem mehrreihigen Korkperiderm umgeben ist. Die Verkorkung beginnt schon dicht unter der Sprossspitze. Die Epidermis und ein bis mehrere stark verdickte Rindenschichten bleiben von der Phellogenbildung ausgeschlossen. Diese beginnt in einigen darunter liegenden Rindenzellreihen, indem tangentiale Wände auftreten. Die äußeren Zellen werden stark gestreckt und verkorken. So entsteht ein continuierlicher Ring, aus großen zartwandigen Korkzellen. Bei P. Cynops bleibt das Periderm nur wenigreihig, indem allmählich die Epidermis abgestoßen wird und dann weiter einzelne Korkschichten, so dass immer nur ein wenigreihiger glatter Korkring den Stamm umgiebt. Bei anderen Arten dieser Gruppe wird das Periderm bis zu zehnreihig (P. sinaica Barnd.), doch sind im ganzen Umfange des Querschnittes nicht continuierlich gleichmäßig viele Reihen vorhanden, sondern an einzelnen Stellen sind mehr Reihen abgestoßen als an anderen und die äußeren Schichten zerrissen. Borkebildung findet niemals statt.

Alle Arten besitzen einen geschlossenen secundären Holzring, der nicht von secundären Markstrahlen unterbrochen ist. Die Holzzellen sind englumig und stark verdickt; sie stehen in radialen Reihen; einzeln oder in kurzen Reihen sind größere Gefäße eingesprengt. Das Holz besteht der Hauptsache nach aus Gefäßen und Tracheiden mit gehöften Poren. Die Tracheiden schließen sich in ihrer Form mehr den Gefäßen an oder sind englumiger und mit spitzen Enden in einander getrieben. Auf dem Quer-

schnitt aber schon kann man einzelne Reihen von Zellen erkennen, die ungefähr sechseckig sind, etwas länger gestreckt als die Holzzellen. Sie sind im Längsschnitte weniger gestreckt als die Holzzellen, doch auch mit schrägen Wänden in einander getrieben, und haben große einfache Poren. Man kann diese Zellen den Holzparenchymzellen anderer Stämme von Dikotylen vergleichen.

Die fehlenden secundären Markstrahlen sind durch primäre Durchbrechungen des Holzringes ersetzt. Kuhlmann sagt bei der Beschreibung des Holzes von P. Cynops (p. 34) folgendes: »Das ganze, den Ring des Holzkörpers bildende Gewebe ist völlig gleichmäßig ausschließlich aus Gefäßen und Tracheiden aufgebaut. Es ist demnach auch nicht möglich, ein die Markstrahlen etwa vertretendes, besonders differenziertes Interfascicularholz zu erkennen«. Dieses letztere ist nun bei allen Arten vorhanden, wenn es auch nicht auf jedem Querschnitt zu finden ist. Auf Querschnitten durch den älteren Teil eines Stammes, wo schon ein starker Holzring entwickelt ist, ist dieser von Parenchymstreifen unterbrochen, die 5-mehrreihig sind. Während die Markzellen unregelmäßig rundlich sind und große Interstitien zeigen, sind die Parenchymzellen in den Untersuchungen des Holzringes mehr in der Richtung vom Mark zur Rinde gestreckt und dichter schließend. Die Parenchymstreifen unterbrechen sowohl Holz wie Cambium und Phloem und bringen so Mark und Rinde in directe Verbindung. In alten Stämmen sind jederseits mehrere Zellreihen, die an das Holz grenzen, verholzt; die Zellen sind mit großen einfachen Tüpfeln versehen und unterscheiden sich außerdem von den Holzzellen durch ihre Größe und unregelmäßig polygonale Gestalt. Auf tangentialen Längsschnitten durch das Holz bilden die Unterbrechungen Einschlüsse von elliptischer Gestalt, die beiderseits zugespitzt sind; ihre Zellen heben sich von den langen prosenchymatischen Zellen des umgebenden Holzes stark ab. In der Mitte sind noch einige unverholzte, rundliche Parenchymzellen mit größeren Interstitien, dann folgen stark verdickte, verholzte, dicht schließende Zellen mit einfachen Poren. Nach dem Holz zu nähern sich die Zellen in ihrer Form mehr den langgestreckten Tracheiden, in die sie allmählich übergehen. Auf Querschnitten durch jüngere Teile des Stammes sieht man, dass solche Durchbrechungen des Holzringes immer zu primären Gefäßbündeln hinziehen, die in der Rinde verlaufen und nicht mit in den Holzring eingetreten sind. Je dicker der Holzring wird, desto länger wird die parenchymatische Unterbrechung; aber niemals wird sie mit secundärem Holz erfüllt, da das Cambium selbst nicht die Lücken zwischen zwei Holzteilen überbrückt. Man kann also die parenchymatischen Unterbrechungen als primäre Markstrahlen bezeichnen und wesentlich ist, dass immer die Verbindung von Mark und Rinde erhalten bleibt, ohne die eine Ernährung des jungen Markes unmöglich wäre, während secundäre Markstrahlen nicht gebildet werden. Einzelne der rindenständigen Bündel werden allmählich durch den nach innen fortschreitenden

Korkmantel abgeschnitten; dann sind nur noch die parenchymatischen Unterbrechungen des Holzringes zu bemerken. Genau so liegen die Verhältnisse bei den Arten mit starkem Holzkörper aus der Untergattung Euplantago.

Das Mark des Stammes besteht bei Plantago Cynops aus dünnwandigen, runden Parenchymzellen, die an der Sprossspitze grüne Chlorophyllkörner führen. Bei anderen Arten aber (P. sinaica Barnd., P. arborescens Poir.) verdicken die Markzellen schon früh ihre Wände sehr stark und verholzen. Sie schließen dann interstitienlos zusammen und zeigen zahlreiche große, einfache Porenkanäle. Das Leptom ist nur wenigreihig und besteht größtenteils aus stabförmig gestreckten Cambiformzellen, zwischen denen zahlreiche, wenig unterschiedene Siebröhrenbündel liegen. Bei mehreren Arten verdicken an der Grenze des Leptoms und der Rinde einzelne Zellen oder Zellgruppen ihre Wände und verholzen. Diese Sklerenchymzellen haben im Längsschnitt eine rechteckige Gestalt und sind von einfachen großen Poren durchbrochen. Bei P. sinaica Barnd. bilden sie einen 3—4 Zellreihen starken Ring, der nur an einzelnen Stellen unterbrochen ist.

Untergattung Euplantago.

Die Arten mit großen flachen Blättern haben meist ein kurzes, dickes fleischiges Rhizom, wie wir es z. B. bei P. major und P. lanceolata finden. Das Mark nimmt bei diesen Stämmen einen großen Teil des Querschnittes ein und besteht aus runden bis polygonalen Parenchymzellen. Werden die Markzellen verdickt, so geschieht es in der Weise, dass große, unverdickte Wandstellen übrig bleiben, die große Tüpfelkanäle repräsentieren Nach dem Holze zu werden die Markzellen kleiner und bilden eine mehrreihige collenchymatische Markscheide.

Zwei Eigentümlichkeiten sind zugleich als Unterscheidung zweier großer Gruppen wichtig: in der Section Arnoglossum (P. lanceolata), der sich die Section Oreades anschließt, werden Gruppen von Steinzellen im Mark entwickelt, in der Section Polyneuron (P. major) und verwandten Sectionen existieren stammeigene Bündel im Mark. Die Entstehung beider Eigentümlichkeiten ist von Kuhlmann für P. lanceolata (p. 15) und für P. major (p. 6) genau beschrieben worden; ich brauche nur kurz darauf zurückzukommen.

Die Steinzellen entstehen durch starke sklerotische Verdickung kleinerer Gruppen von Markzellen, die dann interstitienlos zusammenschließen. Die Steinzellen sind mit zahlreichen, großen einfachen Porenkanälen versehen. Sie füllen in älteren Rhizomen oft fast das ganze Mark aus, so besonders in älteren Rhizomen von P. lusitanica Willd. Sie sind für die Section Arnoglossum durchaus charakteristisch und treten auch bei der einjährigen P. Lagopus auf. Ebenso sind sie in den Rhizomen der mehrjährigen

Arten aus der Section Oreades zu finden. Die stammeigenen Bündel im Marke, die für die Section Polyneuron charakteristisch sind, zeigen die verschiedenartigste Ausbildung von den ersten Teilungsstadien der Markzellen an bis zur Entwicklung der Tracheiden mit gehöften Poren. Sie sind jedoch nicht durchgehend bei allen verwandten Arten zu finden. So fehlen sie bei P. palmata, ebenso wie bei P. cordata Lam., während sie bei dem nahe stehenden P. Cornuti Gouan. zahlreich in allen Stadien auftreten.

In der Section Coronopus fehlen beide Eigentümlichkeiten durchaus.

Holz.

Das Holz zeigt bei den Arten mit dickem, fleischigem Rhizom nur eine geringe Festigkeit. Bei allen Arten zerfällt der Holzteil in mehrere große Bündel, die von primären Markstrahlen getrennt sind, parenchymatischen Zellenzügen, die sich vom Mark bis zur Rinde erstrecken, während secundäre Markstrahlen nicht gebildet werden. Die Zellen der Markstrahlen sind gewöhnlich in der Richtung vom Mark zur Rinde etwas gestreckt. Bei alten Rhizomen von P. major habe ich die Anfänge der Verholzung der parenchymatischen Unterbrechungen des Holzringes finden können. Der Holzring ist gewöhnlich breit, doch sind nur die wenigsten Zellen verholzt; der größte Teil besteht aus unverholzten Faserzellen. Bei P. major und ihren Verwandten sind die in langen radialen Reihen stehenden Faserzellen quadratisch, zartwandig. Zwischen ihnen liegen einzeln oder in kleinen Gruppen verholzte Elemente. Im Längsschnitt sind die Faserzellen rechteckig, großlumig, nur ungefähr zweimal so lang als breit. Die Holzelemente sind Tracheiden mit gehöften Poren, die bei ihrer Verholzung genau die Gestalt der Faserzellen beibehalten haben, also großlumig und kurz sind und mit geraden Querwänden aufeinander stehen. Englumigere Ring- und Spiralgefäße kommen nur an der Grenze des Markes vor. Bei P. cordata Lam., die sonst denselben Bau zeigt, sind die Ecken der Faserzellen abgerundet und die Tracheiden haben nach der Verholzung dieselbe Gestalt. Bei P. media ist der anatomische Bau schon mehr unterschieden, indem die Faserzellen länger gestreckt und schmaler sind und ihre Querwände mehr oder weniger zugeschrägt sind. Auch bei P. lanceolata und ihren Verwandten besteht der Holzring größtenteils aus unverholzten Faserzellen, die aber langgestreckt und englumig sind und mit spitzen Enden in einander greifen. Die Holzelemente sind größtenteils englumige Tracheiden mit runden oder spaltenförmigen Tüpfeln, die die Form der Faserzellen behalten haben, dann aber kommen auch weitere Gefäße vor, die kurzgliedrig sind und gerade Querwände haben. Die Section Oreades schließt sich infolge der Gestalt der Faserzellen an P. lanceolata an, doch werden hier nur selten Holzelemente mit behöften Poren ausgebildet, meist haben die Gefäße stark hervorspringende Verdickungsleisten, die netzartig anastomosieren. Dieselbe Form der Gefäße findet sich auch in der Section Coronopus bei fast allen Arten.

So sind bei P. alpinus oder P. Coronopus englumige Faserzellen vorhanden, die oft ziemlich stark verdickt werden, ohne zu verholzen, und kurzgliedrige Gefäße, die mit netzartigen Verdickungsleisten versehen sind. Netzgefäße finden sich jedoch nur bei Arten mit fleischigem Rhizom, besonders alpinen Arten, dagegen fehlen sie den Arten mit starkem Holzkörper. Während z. B. alle Arten der Section Coronopus sonst Netzgefäße haben, besteht der starke Holzring von P. macrorrhiza Poir. aus Tracheiden und Gefäßen mit gehöften Poren.

Rinde.

Das Leptom ist bei den Arten mit dickem, fleischigem Rhizom gewöhnlich stark entwickelt, häufig von der Breite des Holzringes. Es besteht aus langen, regelmäßig radialen Reihen von kleinen quadratischen Cambiformzellen. Die äußeren Lagen des Cambiforms verlieren ihre Function als leitendes Gewebe, sie werden collenchymatisch verdickt und bilden einen Ersatz für den allen Arten fehlenden Rindenbast. Die Cambiformzellen sind zartwandig, im Längsschnitt langgestreckt stabförmig und schließen interstitienlos zusammen. Nach außen zu verlieren allmählich die Zellen ihre Anordnung in radiale Reihen, ihre Gestalt wird ellipsoidisch und dann rundlich, größere Interstitien treten auf, bis das Gewebe schließlich in das eigentliche Rindengewebe übergeht. Die stärkste Ausbildung erreicht das Leptom bei P. major und den verwandten Arten; bei P. lanceolata und ihren Verwandten geht das Cambiform gewöhnlich bald in das Rindenparenchym über.

Eine Verholzung der Cambiformzellen findet selten statt, so bei P. lusitanica Willd. Im älteren Rhizom verstärken sich einzelne Cambiformzellen der äußeren Lagen sklerenchymatisch. Diese Sklerenchymzellen werden allmählich zahlreicher, so dass ein geschlossener Ring von Sklerenchym den ganzen Stamm umgiebt. Einzelne Zellen dazwischen bleiben zartwandig, ebenso reichen die Reihen der verholzten Zellen verschieden weit nach außen und innen im Weichbast, so dass der Sklerenchymring nicht gleichmäßig ist. Auch in den Sectionen Oreades und Coronopus finden sich lange radiale Reihen von Cambiformzellen.

Die Rindenzellen gleichen in ihrer Form gewöhnlich den Markzellen und sind rundlich bis unregelmäßig polygonal, zartwandig oder auf dieselbe Weise wie die Markzellen mit Übriglassung größerer unverdickter Stellen verdickt. Auch zeigen sich in der Rinde dieselben Eigentümlichkeiten wie im Marke. Finden sich im Mark Gruppen von Steinzellen, so kehren sie bei denselben Arten meist auch in der Rinde wieder. Ebenso kommen auch bei P. major und verwandten Arten in der Rinde rindeneigene Bündel vor, allerdings nur in den Anfangsstadien.

Bei den Arten mit fleischigem Rhizom ist das Rhizom von den Scheiden der abfallenden Blätter umhüllt; die Epidermis besteht daher nur aus

schwachen, rundlichen Zellen, die öfters Haaren als Fußzellen dienen. Bei den meisten Arten tritt später am Rhizom ein mehrreihiges, einfaches Periderm aus Korkzellen auf. Am häufigsten ist der Fall, dass aus der unter der Epidermis gelegenen Rindenschicht ein wenigreihiges Periderm gebildet wird, indem dort tangentiale Wände auftreten und die äußeren Zellen sich strecken und verkorken. Diese Teilung kann sich einige Male wiederholen. Doch können auch mehrere Zellschichten an der Phellogenbildung teilnehmen und so ein mehrreihiges Periderm aus großen zartwandigen Korkzellen geschaffen werden. Bei einigen Arten findet man den Anfang zur Borkebildung, indem sich aus tieferen Lagen der Rinde ein Phellogen bildet; dieses ist mehrreihig, doch umfasst es nicht den ganzen Umfang des Stammes, sondern ist auf kurze Strecken beschränkt. Diesem Vorgange ist keine selbständige Bedeutung beizulegen, denn er bildet nur eine Teilerscheinung in einem Vorgange, der von größtem Interesse ist, dem Zerfallen des älteren Rhizoms in einzelne Holzbündel, die dann durch verkorkte Zwischengewebe getrennt sind. Ein solches Verhalten zeigen mehrere, namentlich gebirgsbewohnende Arten mit reichverästeltem, ausgebreitetem Rhizom, wie P. alpina L., P. saxatilis M. B. Die Entstehung des Zerfallens soll im folgenden an einem alten Gartenexemplar von P. saxatilis beschrieben werden. Das reichverästelte Rhizom trägt am Ende jeden Astes eine Blattrosette, zugleich entstehen dicht unterhalb dieser an verschiedenen Stellen junge Seitensprosse. Auf dem Querschnitte durch das Ende eines Astes unterhalb einer Blattrosette zeigt sich folgendes Bild: Den größten Teil des Querschnittes nimmt das Mark ein, das aus unregelmäßig rundlichen bis polygonalen zartwandigen Parenchymzellen mit großen Interstitien besteht. Nach dem Holze zu bilden einige Reihen kleinerer und dichterer Zellen eine Markscheide. Der Holzring, der von zahlreichen primären Markstrahlen unterbrochen ist, besteht aus radialen Reihen von unverholzten, zartwandigen quadratischen Faserzellen, in denen Holzelemente in kurzen Reihen eingestreut liegen. Das Cambiform bildet ebenfalls lange Reihen von viereckigen, dicht schließenden Zellen; nach außen zu wird das Gefüge der Zellen allmählich lockerer; sie verlieren ihre radiale Anordnung und werden rundlich, so dass Intercellularen auftreten. Die Rinde besteht aus rundlichen, zartwandigen Parenchymzellen mit größeren Interstitien. Das Rhizom ist von einem wenigreihigen Korkperiderm umgeben. Das Auseinanderfallen des Rhizomes beginnt weiter unterhalb damit, dass an einer ringförmigen Zone im Inneren des Markes 1—2 Zellreihen Querteilungen erfahren und so ein Phellogen darstellen. Die nach innen abgeschiedenen Phellogenzellen strecken sich und verkorken. Die Teilungswände des Phellogens entstehen aber nicht immer streng periklin, sondern setzen öfters schräg an, auch zerfallen die Markzellen nicht immer in gleichmäßig viele Tochterzellen, so dass die Korkzellen eine ziemlich unregelmäßige Gestalt haben und der Kork- und Phellogenring an verschiedenen Stellen des

Umfanges eine verschiedene Dicke hat. Die Teilung der Markzellen durch ungefähr perikline Wände schreitet immer weiter nach außen fort, ohne dass eine geschlossene mehrreihige Phellogenschicht gebildet wird. Der Korkring bleibt nur wenigreihig, indem das innere Gewebe allmählich vertrocknet und zerfällt. Im weiteren Verlaufe wird auf diese Weise der größte Teil des Markes zerstört. Gleichzeitig mit diesem Vorgange findet ein Fortschreiten des äußeren Periderms in das Innere der Rinde statt. Die Phellogenbildung nimmt hier an 1—2 Zellreihen unter der Epidermis ihren Ausgang; der Korkring ist wenigreihig, die Korkzellen sind quadratisch oder mehr rechteckig gestreckt. Vor den großen Holzbündeln bleibt das Periderm so bestehen, während es an mehreren Stellen vor den primären Markstrahlen und kleinen Holzbündeln, die sich gewöhnlich an der Grenze der Markstrahlen finden, durch fortgesetzte Phellogenbildung nach innen vorspringt und die Holzgrenze der kleinen Bündel nach Zerstörung des Phloems erreicht. Man hat so auf dem Querschnitte mehrere große Einbuchtungen bis an die Außengrenze des Holzringes und der primären Markstrahlen, während vor den größeren Holzbündeln die Rinde in der ursprünglichen Stärke erhalten bleibt. Der innere Korkring richtet sich gleichzeitig mit einer Spitze auf eine solche schwache Stelle zu. Von außen her dringt das Phellogen keilförmig durch den primären Markstrahl oder zugleich durch ein kleines Holzbündel hindurch, wobei die Holzfaserzellen selbst durch Teilungen zu Phellogenzellen werden. Erreicht der Phellogenkeil den Fortsatz des inneren Korkringes, so ist der Holzring des Rhizomes an dieser Stelle durch einen Korkstreifen getrennt. Indem nun von diesem Korkstreifen aus die Phellogenbildung beiderseits seitlich fortschreitet und das Gewebe in der Mitte vertrocknet, fällt das Rhizom hier vollständig auseinander. Die freien Enden sind mit einem Periderm umgeben. Hat die Trennung durch ein kleines Holzbündel hindurch stattgefunden, so schreitet die Peridermbildung im Holze fort, indem die unverholzten, zartwandigen Faserzellen durch mehrfache Teilungen ein Phellogen bilden, wobei die Gefäßelemente umgangen werden und absterben.

Derselbe Vorgang wiederholt sich an mehreren Stellen und es resultiert ein Zerfallen des Rhizomes in mehrere getrennte, größere Bündel. Jeder Teil ist von einem geschlossenen Korkperiderm umgeben, das nach innen zu im Marke, nach außen zu in der Rinde des ursprünglichen Rhizomes sich gebildet hat, während an den beiden Seiten das Periderm in primären Markstrahlen oder auch in kleinen Holzbündeln des Rhizomes entstanden ist. Das Zerfallen des Rhizomes beschränkt sich auf eine bestimmte Zone, weiter nach unten zu bildet der Ast des Rhizomes wieder einen einheitlichen Strang, so dass die Teile vorläufig oben und unten zusammengehalten sind. Auf die später erfolgende völlige Trennung und Ausbreitung wird noch eingegangen werden.

Der Querschnitt durch den Ast des Rhizomes unterhalb der Trennungs-

zone ergab folgendes Bild: Drei Holzbündel liegen auf einem Kreisausschnitt durch zwei Parenchymstreifen getrennt und nehmen die Mitte des Querschnittes ein; nach außen zu liegt ihnen Phloem und eine dünne Rindenschicht vor, nach innen ebenfalls einige Reihen Parenchymgewebe. Das Ganze ist von einem wenigreihigen Periderm umgeben. Bei dem einen Bündel verläuft an der Seite das Periderm im Holzkeil und schließt Gefäße ein, dann weiter nach außen zu im Phloem; die Phellogenbildung hat in den Holzfaserzellen und den Cambiformzellen stattgefunden. Die Korkzellen sind ihrer Größe und Gestalt nach verschieden, je nachdem sie sich im Holz und Phloem oder im parenchymatischen Gewebe gebildet haben. Der untersuchte Ast entspricht in seiner Anatomie ganz dem Teile eines zerfallenen Rhizomes, er muss also von einem früheren Zerfallen des Rhizomes herrühren. Verfolgt man auf Querschnitten andere Äste, die an ihrer Spitze eine Blattrosette tragen und unterhalb dieser noch nicht in einzelne Teile zerfallen sind, so findet sich im unteren Teile des Astes immer eine ähnliche Ausbildung, während Querschnitte durch den oberen Teil ein normales Bild ergeben mit centralem Mark und ringförmigem Holz- und Rindenteil. Während also der untere Teil von einem Zerfallen des Rhizomes herrührt, hat sich der obere Teil erst nachher normal entwickelt, um vielleicht später zum Ausgangspunkt einer neuen Teilung zu werden. Zur weiteren Verfolgung der Vorgänge wurde die Anatomie des Rhizomes an der Stelle, wo der Ast des Rhizomes entspringt, untersucht. Hier teilt sich das Rhizom dichotom in zwei ungefähr gleichstarke Äste. Auf dem Querschnitte unterhalb der Verzweigungsstelle ergab sich folgendes Bild: Es ist ein starkes Holzbündel vorhanden, dem nach der einen Seite hin eine breite Phloem- und eine schmale Rindenschicht vorliegt. Das Ganze ist von einem Periderm umgeben, das in den Holzteil des Bündels mit Umgehung der Gefäße eingreift. Der Ast stellt also wiederum einen Ausschnitt aus dem Querschnitte des ungeteilten Rhizomes dar. Auf successive nach oben fortschreitenden Querschnitten sieht man allmählich eine Einbuchtung in dem Holzteil entstehen, während rundliche Parenchymzellen mit größeren Interstitien von außen her eindringen. Zugleich dringt ein breiter Keil von Phellogen in der Richtung auf die Einbuchtung in dem Parenchymgewebe vor. Der Holzteil wird immer tiefer durch parenchymatisches Gewebe eingeschnitten, bis man schließlich zwei durch einen Parenchymstreif getrennte Bündel vor sich hat, in dem die Phellogenbildung vorschreitet. Sind die beiden Holzteile vollständig getrennt, so hat man zwei Äste, deren jeder in seinem Querschnitt dem ungeteilten Ast gleicht. An der untersuchten Stelle haben wir es mit einem fertigen Zustande zu thun, während früher das Zerfallen des Rhizomes selber beschrieben wurde. Wir werden also diese Stelle mit derjenigen bei dem Zerfallen des Rhizomes vergleichen müssen, wo die einzelnen Teile nach unten hin wiederum in einen einheitlichen Strang zusammengefasst werden.

Die beschriebenen Vorgänge stehen mit der Verzweigung des Rhizomes in engem Zusammenhang. Hat das Rhizom bei seinem Wachstum eine bestimmte Länge erreicht, so beginnt das Zerfallen. Noch sind die Teile des Rhizomes, da sich das Zerfallen nur auf eine bestimmte Zone beschränkt, oben und unten zusammengehalten. Die eigentliche Verzweigung des Rhizomes geschieht durch Seitensprosse oberhalb der Teilungszone unabhängig von dem Zerfallen vorher oder nachher. Schreitet nun aber das Zerfallen im weiteren Verlaufe des Wachstums nach oben vor, so finden einzelne Teile des zerfallenen Rhizoms ihre Fortsetzung in den Seitensprossen. So kann man an Astspitzen sehen, wie ein Seitenspross nur noch an einer schmalen Stelle mit dem Hauptspross zusammenhängt, während er nach unten zu in einen Teil des zerfallenen Rhizoms verläuft. Mit weiterem Fortschreiten der Korkbildung findet dann vollständige Trennung beider statt. So erklärt es sich, dass die Spitze der Äste eine normale Structur zeigt, während der Ast im unteren Teile einseitig gebaut ist, da er dort ein Teil des zerfallenen Rhizomes ist.

Durch das Zerfallen wird erreicht, dass das Rhizom eine viel weitere Ausbreitung erlangen kann, als es sonst bei bloßer Verzweigung möglich wäre. In der That sind die Äste alter Rhizome der oben erwähnten Arten weit auseinander gestreckt, ihre Blattrosetten bedecken einen großen Teil des Bodens; sie können ihre Blätter ungehindert ausbreiten und die Wurzeln können die Nahrung immer neuen Teilen des Bodens entziehen.

P. Fischeri Engl., eine Art aus Ostafrika, hat ein bis daumdickes, unverzweigtes Rhizom mit zahlreichen kleinen Seitenwurzeln, das weit am Boden hinkriecht und an der Spitze eine Blattrosette und zahlreiche Blütenschäfte trägt. Das Mark besteht aus rundlichen, zartwandigen Parenchymzellen mit großen Intercellularen. Weder im Mark noch in der Rinde treten stammeigene Bündel oder Gruppen von Steinzellen auf. Nach dem Holze zu bildet das Mark eine Scheide aus kleinen, collenchymatisch verdickten Zellen. Der Holzring zeigt keine unverholzten Faserzellen, sondern besteht ganz aus Holzelementen, kurzgliedrigen Gefäßen und Tracheiden mit gehöften Poren. Die Tracheiden ähneln in ihrer Form den Gefäßgliedern; sie sind großlumig und stehen mit geraden oder nur wenig schrägen Querwänden aufeinander. Das Phloem ist nur schwach entwickelt; die Reihen der Cambiformzellen gehen bald in die typischen Rindenzellen über. Das Rhizom ist von einem einfachen, wenigreihigen Periderm umgeben.

Bei einzelnen Exemplaren von P. lusitanica Willd. zeigt sich die Eigentümlichkeit, dass der sonst gestauchte Stamm durch Verlängerung der Internodien auseinander gezogen und aufrecht wird. Die Blätter bilden dann nicht eine Rosette, sondern stehen spiralig um den Stamm. Bei diesen Exemplaren zeigt die anatomische Structur große Veränderungen gegenüber der früher für die Section Arnoglossum beschriebenen. Auf einem Querschnitt durch den mittleren Teil des Stammes besteht das Mark aus zarten

rundlichen Parenchymzellen mit großen Intercellularen. Auch im älteren Stamm verdicken sich die Wände der Markzellen nur schwach; Gruppen von Steinzellen sind niemals zu finden. Nach dem Holzring zu wird eine Markscheide aus kleinen, collenchymatisch verdickten Zellen gebildet. Der Holzring, der nur aus verholzten Zellen besteht, die radial angeordnet sind, ist geschlossen bis auf einige Stellen, wo primäre Bündel außerhalb verlaufen. Cambium und Cambiform bilden nur wenige Zellreihen. Holz und Leptom ist eingefasst von einem vielreihigen Bastring, der geschlossen ist bis auf die Stellen, wo auch der Holzring unterbrochen ist. Man sieht nämlich an mehreren Stellen Mark und Rinde durch zwei schmale Parenchymstreifen in Verbindung stehen, während das Holz und Leptom und der Bastring an dieser Stelle nach außen vorgewölbt sind. Es ist hier die Eintrittsstelle eines großen Bündels in den Holzring. Die meisten Bündel schließen sich allmählich dem secundären Holzring an; mehrere Bündel dagegen verlaufen durch den Stamm abgeschlossen in der Rinde. In älteren Teilen des Stammes kann man auch an ihnen die Anfänge secundärer Holzbildung beobachten. Der Bastring, der das Leptom außen umgiebt, wird bis zu 10reihig und besteht aus stark verdickten, verholzten Zellen, die meist ein unregelmäßig polygonales, selten ein rundliches Lumen zeigen. An den Bastring schließt sich lückenlos eine Rindenscheide aus regelmäßig polygonalen, chlorophyllfreien Zellen. Im unteren Teile des Stammes ist der Bastring nicht continuierlich. Die Zellen sind weniger stark, unregelmäßig verdickt und der Ring ist von Parenchymstreifen unterbrochen. Hier lässt sich der Anfang von Peridermbildung constatieren, indem sich die Zellen der ersten Rindenschicht unter der Epidermis teilen und die äußeren Teilzellen sich strecken und verkorken. Interessant ist der Vergleich der Structur des Rhizomes und des gestreckten Stammes bei derselben Art. Besonders zwei Unterschiede fallen ins Auge: Im Marke werden niemals Gruppen von Steinzellen gebildet und dann ist ein vielreihiger Bastring vorhanden, der dem Rhizome fehlt. Beim Übergang zum aufrechten Stamme werden also der mechanische Festigungsring und die Rindenscheide ausgebildet, die bei den Blütenschäften aller Arten und den aufrechten Stengeln der einjährigen Arten zu finden waren. Zugleich zeigt der Holzring eine viel größere Festigkeit als beim Rhizom, wo er größtenteils aus unverholzten Faserzellen bestand.

Niederliegende, stark verzweigte und verholzte Stämme haben viele Arten aus der Leucopsylliumgruppe; die höchste Ausbildung dieser Art findet sich bei P. Bismarckii Niederl. Die Anatomie dieser Stämme hat viel Ähnlichkeit mit der früher beschriebenen der mehrjährigen Arten aus der Untergattung Psyllium. Nachdem sich erst an der Sprossspitze ein wenigreihiger Cambiumring gebildet hat, schließt sich der Holzring bis auf einige Stellen, wo primäre Bündel gesondert in der Rinde verlaufen.

Hier sieht man das Mark seitlich von dem Bündel durch zwei schmale Parenchymstreifen mit der Rinde in Verbindung treten. Davor liegt das Bündel mit primären Gefäßen. In diesem wird schon secundäres Holz gebildet, ehe es sich dem Holzringe anschließt. Der Anschluss geschieht, indem zuerst in den beiden Parenchymstreifen Cambium gebildet wird, worauf der Holzring sich allmählich schließt. Dann sieht man an dieser Stelle nur noch eine Ausbuchtung des Holzringes, bis auch diese verschwindet und der Holzring gleichmäßig rund erscheint. Manche Bündel aber treten überhaupt nicht in den Holzring ein, sondern verlaufen getrennt in der Rinde und werden später selbst vom Korkring abgeschnitten und zerstört, so dass dem Stamme primäre Unterbrechungen des Holzringes erhalten bleiben, indem sich dieser an den Stellen nicht schließt. Wir haben hier also genau dieselbe Erscheinung vor uns wie bei P. Cynops und den verwandten Arten. Wie dort verholzen auch bei P. Bismarckii an älteren Teilen des Stammes die Zellen der primären Markstrahlen unter Beibehaltung ihrer Form mit einfachen Tüpfeln, oder bleiben wenigstens in der Mitte zartwandig parenchymatisch. Auch tangentiale Längsschnitte ergeben dasselbe Bild, wie bei P. Cynops, die elliptischen Einschlüsse von verholzten Parenchymzellen im eigentlichen Holzgewebe. Im älteren Stamm ist der Holzring stark entwickelt und besteht aus langen Reihen von kleinlumigen, dickwandigen Holzelementen, zwischen denen vereinzelt oder in kurzen Reihen großlumigere Gefäße liegen. Außerdem aber sieht man an mehreren Stellen Reihen von Zellen durch die ganze Breite des Holzringes verlaufen, die sich durch ihre sechseckige Gestalt von den anderen Holzzellen unterscheiden und in der Richtung vom Mark zur Rinde etwas gestreckt sind. Auf dem Längsschnitt sieht man sie besonders die Gefäßbündel begleiten; sie sind mit spitzen Enden in einander getrieben, aber meist kürzer als die Tracheiden und mit einfachen, oft trompetenartig erweiterten Tüpfelkanälen versehen. Sie sind mit dem Holzparenchym anderer Dicotylen zu vergleichen.

Das Mark bleibt im Stamme von P. Bismarckii zartwandig parenchymatisch mit großen Interstitien und zeigt keine besonderen Eigentümlichkeiten. Das Leptom ist nur schwach entwickelt. Die Cambiformzellen, in denen zahlreiche kleine Siebröhrenbündel liegen, werden in den äußeren Lagen schwach collenchymatisch verdickt. An der Außenseite des Leptoms finden sich einzelne Lagen von Sklerenchymzellen, die keinen geschlossenen Ring bilden. Die Rindenzellen sind rundlich, zartwandig, mit großen Intercellularen. Der Stamm ist von einem einfachen Periderm ohne Borkenbildung umgeben. Da durch die fortschreitende Korkbildung die Rinde allmählich vernichtet wird, so entstehen im Inneren der grünen Rinde Zellteilungen, durch die die Breite der Rinde wieder vergrößert wird.

Bei der in der anatomischen Structur nahestehenden Plantago albicans wird ein starker centraler Strang von verholzten, lückenlos zusammenschließenden Markzellen mit großen, einfachen Poren ausgebildet. Nach

dem Holze zu treten Intercellularen auf, die Markzellen werden zartwandig und unverholzt. In alten Stämmen liegen an der Außenseite des Leptoms Lager von Sklerenchymzellen, die von ungleichmäßiger Breite sind; an manchen Stellen sind sie von unverholzten Zellen unterbrochen, an anderen Stellen erstrecken sich Vorsprünge von Sklerenchymzellen in die Rinde hinein. Auf einem Längsschnitt durch einen Teil des Stammes, wo ungefähr 2—3 Lagen von Sklerenchymzellen entwickelt sind, sieht man, dass diese aus Cambiformzellen hervorgegangen sind. Sie sind ziemlich langgestreckt und schmal mit großen einfachen Poren versehen; ihr Lumen ist durch die Verdickung fast verschwunden. Bei stärkerer Ausbildung des Sklerenchyms werden die Zellen nach außen kürzer und breiter; sie stellen verdickte und verholzte Rindenzellen dar; auch liegen einzelne Partien abgeschlossen in der Rinde und es finden sich Stellen, wo bei beginnender Verdickung die Anfänge der Porenbildung bemerkbar sind.

Der kurze aufrechte Stamm, der sich bei den Exemplaren von P. lusitanica Willd. vorfand, vermittelt den Übergang zu dem hohen einfachen Stamm von P. princeps Cham. et Schlt., der in seiner Anatomie bedeutend von P. Bismarckii und Verwandten abweicht. Nachdem sich in der Stammspitze ein secundärer Holzring ausgebildet hat, liegen die primären Bündel, die zu 7—9 in den Stamm aus dem Blatt eintreten, an dessen Innenseite. Sie werden mit einer Scheide von verholzten Markzellen umgeben. Die an die Bündel innen angrenzenden Markzellen, die gleich den anderen Markzellen im Längsschnitt großlumig, ungefähr rechteckig sind, verdicken ihre Wände stark und verholzen mit großen, einfachen Porenkanälen. Diese Belege umgeben die primären Bündel in einem nach dem Holze zu offenen Halbkreis, so dass die Bündel rings von verholzten Zellen umgeben sind. Die Markzellen sind im jungen Stamm zartwandig, polygonal. Verdicken sie sich später, so bleiben größere unverdickte Stellen übrig, die große Tüpfel darstellen. Bemerkenswert ist, dass im Marke von P. princeps sich beide Eigentümlichkeiten finden, die für große Gruppen charakteristisch waren. Sowohl Gruppen von Steinzellen, wie markeigene Bündel sind vorhanden. Am meisten waren die markeigenen Bündel bei P. princeps var. denticulata aus Molokai ausgebildet. Die markeigenen Bündel verlaufen nicht senkrecht durch den Stamm, sondern sind gewunden, so dass Längsschnitte oft dieselben Bilder wie Querschnitte ergeben. Sie entstehen dadurch, dass in einzelnen Gruppen von Markzellen Streckung und Teilung in der Längsrichtung stattfindet, wodurch Züge von stabförmigen, dichtschließenden Zellen sich bilden. Bei diesem cambialen Stadium bleibt die Ausbildung der Bündel nicht stehen, sondern es erfolgt eine Scheidung im Xylem und Phloem, wobei das Xylem in einem Bogen das Phloem umfasst. Im Holzteil finden sich Ring- und Spiralgefäße und Tracheiden mit kleinen, gehöften Poren, während die Phloemzellen den cambialen Zellen gleichen. Die Entwickelung der mark-

ständigen Bündel erfolgt in alten wie in jungen Teilen des Stammes; man findet auch im älteren Stamm cambiale Stadien und Anfänge der Ausbildung der Tracheiden. Treten die markeigenen Bündel in großer Anzahl und gut ausgebildet auf, so finden sich im Mark nur sehr vereinzelte Steinzellen, niemals zahlreiche große Gruppen. Bei anderen Exemplaren sind dagegen markständige Bündel nur in cambialer Ausbildung vorhanden und endlich finden sich Exemplare von P. princeps, die nur zahlreiche größere und kleinere Gruppen von Steinzellen im Marke besitzen, während markeigene Bündel ganz fehlen.

Das Holz bildet sich zu einem starken Ringe von nur verholzten Elementen aus, der jedoch wie bei allen Arten mit holzigem Stamm an vielen Stellen von Parenchymstreifen unterbrochen ist, die mit den in der Rinde verlaufenden Bündeln in Verbindung stehen. Später verholzen die primären Markstrahlen teilweise wie bei den anderen Arten. Das Holz besteht aus weitlumigen Gefäßen und gefäßähnlichen Tracheiden mit gehöften Poren. Die Tracheiden stehen mit geraden oder nur wenig zugeschrägten Querwänden auf einander. Das Phloem ist nur schwach entwickelt. Das Leptom besteht aus wenigen Reihen von Cambiformzellen, die nicht regelmäßig radial angeordnet sind; sie sind zartwandig, polygonal und lassen kleine Intercellularen erkennen. Auf der Grenze nach der Rinde werden die Zellen sehr stark sklerenchymatisch verdickt. Im älteren Stamm bilden die Sklerenchymbelege einen Ring von wechselnder Breite, der an mehreren Stellen von nicht verholzten Zellen unterbrochen ist. Die Sklerenchymzellen sind bis zum Verschwinden des Lumens verdickt; sie behalten die schmale stabförmige Gestalt der Cambiformzellen bei, zeigen große einfache Poren und stehen mit geraden Querwänden auf einander. In der Rinde werden gleichfalls einzelne Zellen oder kleine Gruppen sklerenchymatisch verdickt. Die Rindenschicht ist ziemlich stark und besteht aus rundlichen Zellen mit großen Interstitien. Die Phellogenbildung nimmt in der dritten bis vierten Rindenzellreihe ihren Ausgang; das Periderm besteht aus wenigen Reihen großer quadratischer Korkzellen.

Kurze Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

So verschieden sich auch nach der äußeren Gestalt und den veränderten Bedingungen, denen die einzelnen Arten unterworfen sind, die anatomischen Verhältnisse gestalten, so finden sich doch durchgehende, die Gattung charakterisierende Merkmale:

1. Im Stamme werden niemals secundäre Markstrahlen ausgebildet, doch finden sich immer primäre Unterbrechungen des Holzringes durch Parenchym, die öfters wenigstens teilweise verholzen.
2. Das Holz hat einen gleichförmigen Bau und besteht aus Gefäßen und Tracheiden mit gehöften Poren oder netzartig verbundenen Ver-

dickungsleisten; bei Arten mit starkem Holzkörper finden sich Zellreihen, die Holzparenchym ersetzen.

3. Das Mark bleibt entweder zartwandiges Parenchym oder verholzt bei strauchigen Arten. Bei ganzen Gruppen von Arten mit fleischigem Rhizom und bei P. princeps und P. fernandeziana zeigt das Mark die Eigentümlichkeit, dass Nester von Steinzellen oder secundäre markständige Bündel ausgebildet werden.
4. Das Phloem ist bei Arten mit starkem Holzkörper nur schwach entwickelt. Bei Arten mit fleischigem Rhizom finden sich lange Reihen von Cambiformzellen, deren äußere Lagen collenchymatisch verdickt werden. Häufig werden an der Grenze des Cambiforms Lager von Sklerenchymzellen gebildet. Eigentlicher Rindenbast ist bei keiner Art vorhanden. In der Rinde kehren die Eigentümlichkeiten des Markes wieder.
5. Alle Arten haben ein einfaches Korkperiderm, dessen Breite außerordentlich wechselnd ist.
6. Bei einzelnen Arten ist die interessante Erscheinung zu verfolgen, dass das Rhizom in mehrere große Bündel zerfällt, indem sich im Marke ein Korkring bildet, der durch die primären Markstrahlen mit dem äußeren Periderm in Verbindung tritt.
7. Bei einjährigen Arten mit aufrechtem Stengel ist ein mehrreihiger Bastring, der das Leptom umgiebt, und eine sich an ihn lückenlos anschließende Rindenscheide vorhanden.
8. Der Blütenschaft ist durchgehend ebenfalls durch einen Bastring und eine Rindenscheide charakterisiert, wie dadurch, dass sich zahlreiche Siebröhrenbündel zwischen den großen Bündeln finden.
9. Die Bündel des Blattes, die durch einen beiderseitigen Bastbelag oder durch einen Bastring geschützt sind, durchlaufen den Blattstiel stets getrennt.
10. Die Blätter sind in den meisten Fällen isolateral ausgebildet, oder das grüne Blattgewebe besteht gleichmäßig aus polygonalen Zellen. Die Spaltöffnungen liegen bei allen Arten auf beiden Seiten des Blattes und haben niemals besondere Schutzvorrichtungen.
11. Das Indument besteht bei der Untergattung Psyllium aus Köpfchenhaaren und kurzen, starken Spitzenhaaren, während bei der Untergattung Euplantago sich entweder lange, gleichmäßig gegliederte Spitzenhaare finden oder Haare, die aus einer zartwandigen, quadratischen Fußzelle und einer langen, peitschenartigen Zelle mit starken Wänden bestehen. Diese letzteren bilden bei vielen Arten aus der Leucopsyllium-Gruppe einen dichten, weißglänzenden Überzug über die Blätter.

Die Arten der Gattung im Mediterrangebiet.

Im Mediterrangebiet finden sich hauptsächlich die Vertreter der Untergattung Psyllium und der Section Leucopsyllium. Dann ist die Section Arnoglossum mit zwei Arten, P. Lagopus und P. lusitanica, die Section Coronopus mit mehreren Arten vertreten.

Die Untergattung Psyllium ist auf das Mittelmeergebiet beschränkt mit Ausnahme von P. arenaria W. et Kit., die sich auf Sandplätzen bis in die norddeutsche Tiefebene verbreitet. Sonst kommen alle einjährigen Arten auf sandigem, trocknem Boden im Mittelmeergebiet vor, worauf schon ihre morphologische und anatomische Structur hinweist. Die Blätter sind schmal und besitzen eine starke Epidermis mit dicker Cuticula; an vielen Stellen wird die Epidermis geradezu verdoppelt, indem sich zwei Zellen auf eine vergrößerte rundliche Epidermiszelle aufsetzen. Ebenso sind die kurzen Spitzenhaare mit sehr starken Wänden versehen. Das Blatt ist isolateral ausgebildet, das Schwammgewebe zurückgedrängt und dicht. Im Stengel findet sich ein starker, geschlossener Holzring aus engen Gefäßen und Tracheiden und das Leptom wird von einem festen Bastring umgeben. Die mehrjährigen Arten sind strauchig entwickelt; sie finden sich im Mediterrangebiet auch in etwas größerer Höhe (P. mauritanica Boiss. im Atlas in einer Höhe von 1100—1700 m) und auf den Canaren und Madeira (P. arborescens Poir. — P. maderensis Dcne.). In der Anatomie und Morphologie lässt sich eine allmähliche Stufenfolge der xerophytischen Ausbildung erkennen, wenn wir als Grundform P. Cynops L. annehmen wollen. Das Blatt von P. Cynops hat eine dreieckige Querschnittsform und zeigt ringsum 1—2 Reihen kurzer Palissaden, während das Blattinnere von dichtem Schwammparenchym erfüllt ist. Bei einem Exemplar vom Salève bei Genf zeigten sich nur Wimperhaare und Köpfchenhaare, bei einem Exemplar von Baden (Nieder-Österreich) dagegen auch kurze, derbwandige Spitzenhaare. Das Mark ist bei P. Cynops zartwandiges Parenchym, an der Außenseite des Leptoms wird kein Sklerenchym gebildet, der Korkring bleibt stets nur wenigreihig. Die xerophytische Weiterbildung der verwandten Arten zeigt sich in folgendem: Der Spross läuft nicht in eine längere grüne Spitze aus, sondern dicht unter der Sprossspitze hat das Periderm schon die gleichmäßig braune Farbe. Das Periderm ist bis zehnreihig und besteht aus großlumigen Korkzellen, die allmählich abgestoßen werden und sich von innen wieder ersetzen. Das Mark bleibt teilweise parenchymatisch (P. mauritanica) oder bildet einen starken, verholzten, centralen Strang (P. arborescens, P. sinaica). An der Außenseite des Leptoms finden sich Lager von Sklerenchym. Am meisten xerophytisch ist P. sinaica ausgebildet. Der stark verzweigte, niederliegende Stamm hat einen gedrängten Wuchs, an der Spitze der Äste stehen die Blätter

dicht schopfig gehäuft. Das Blatt ist fleischig, rings von mehreren Reihen von Palissaden umgeben, die Querschnittsform ist ein Oval. Die Epidermis hat eine starke Außenwand mit dicker Cuticula und trägt zahlreiche kurze Spitzenhaare und Köpfchenhaare. Das Mark verholzt und auf der Außenseite des Leptoms liegen Gruppen von Sklerenchymzellen. Die Gestalt der Köpfchenhaare lässt darauf schließen, dass sie als wassersaugende Organe fungieren, denn das Köpfchen und 1—2 Zellen des Stieles sind äußerst zartwandig, während die verdickte Fußzelle stark verbreitert ist, »so dass eine möglichst große Anzahl von assimilierenden Zellen den unmittelbaren Anschluss an das Organ gewinnt«. (Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 207.) Die xerophytische Ausbildung geht Hand in Hand mit der Verkleinerung der Blattfläche; das Blatt wird fleischig, im Querschnitte rundlich, isolateral mit stark entwickeltem Palissadengewebe. Der isolaterale Blattbau ist für große Florengebiete charakteristisch, für die Mediterranflora, die Steppenflora, das amerikanische Präriengebiet (Heinricher, Über isolateralen Bau. Pringsh. Jahrb. 1884): »Die beiden Factoren, starke Besonnung und Trockenheit, treten an den Standorten der Pflanzen mit isolateralem Blattbau meist vereint auf, doch scheint für die Ausbildung eines solchen Blattbaues die Trockenheit des Standortes keine notwendige, sondern nur eine mit der starken Insolation in der Regel gepaarte secundäre Bedingung zu sein«. Ein starkes Palissadengewebe bei isolateralem Blattbau dient zugleich als Transspirationsschutz. Denn wenn die Abgabe des Wasserdampfes durch ein lacunöses Schwammparenchym erleichtert wird, so muss die Transspiration durch ein dichtschließendes Gewebe auf beiden Seiten des Blattes bedeutend herabgesetzt werden. Bei allen xerophytischen Arten fand sich eine starke Verholzung des Stammes, die sich auch auf das Mark erstreckte. Der stark entwickelte Holzring bestand aus dickwandigen, englumigen Zellen; zugleich war das Leptom durch Lager von Sklerenchym und die Rinde durch einen breiten Korkmantel geschützt. Die Festigkeit des Stammes ist für die Pflanzen von Bedeutung, weil sie nicht genügende Wassermengen zur Verfügung haben, um Gewebe von zartwandigen Zellen unter vollem Turgor zu halten, namentlich bei Trockenheitsperioden würde es zu Zerreißungen von Geweben kommen. Für die Vermutung, dass die Festigkeit zur Trockenheit des Klimas in Beziehung steht, sucht Tschirsch (Linnaea, Band 43) eine Stütze darin, »dass mit der wachsenden Festigkeit in einzelnen Fällen die Schutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen zunehmen«. Schon früher ist darauf hingewiesen worden, dass in keinem Falle die Spaltöffnungen bei den Arten eingesenkt sind; bei Arten, die mit einem dichten Haarfilz versehen sind, ist dieses Verhalten nicht auffallend; dagegen ist bei den Arten der Psylliumgruppe die Behaarung nicht so dicht, dass sie als Schutz für die Spaltöffnungen gelten könnte. Die xerophytische Ausbildung braucht eben nicht überal denselben Weg zu gehen; Schutzmittel, die bei einer Pflanzen-

gruppe zu höchster Vollendung ausgebildet sind, werden bei einer anderen Gruppe vernachlässigt und es wird der Pflanze durch andere Mittel ermöglicht, der Ungunst der klimatischen Verhältnisse zu trotzen.

Im Mittelmeergebiet haben ferner die Arten der Leucopsylliumgruppe eine weite Verbreitung. Perennierend sind P. albicans L. und die sehr nahe stehende P. cylindrica Forsk.; dann kommen noch über 10 einjährige Arten vor. Alle lieben trockene, sonnige Standorte und ihre anatomische Structur ist dementsprechend auf Herabsetzung der Transspiration eingerichtet.

Die Blätter aller Arten sind durch einen dichten, seidigen Haarüberzug bekleidet; die Haare stellen den vollendeten Typus der Saughaare dar. Die Saugzelle ist eine quadratische, sehr zartwandige Zelle, die einer vergrößerten Epidermiszelle aufsitzt; die Saugzelle trägt nur eine lange Zelle, deren Wände bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind. Die verdickten Zellen haben die Aufgabe, die Tau- und Regentropfen festzuhalten, beziehungsweise zu den basalen Saugzellen hinabzuleiten; daneben dienen sie, da sie eine dichte, glatte Haardecke bilden, als Schutzmittel zur Herabsetzung der Transspiration. (Haberlandt, Ph. P. A. pag. 206.) Trotz diesem starken Indument ist die Außenwand der ziemlich langgestreckten Epidermiszellen stark verdickt, nur an der Stelle, wo sich die quadratische Fußzelle der hervorgewölbten Epidermiszelle aufsetzt, ist die Wand zart, um das Eindringen des aufgesogenen Wassers zu ermöglichen. Die Spaltöffnungen liegen zahlreich auf beiden Seiten des Blattes im Niveau der Epidermiszellen. Das Blatt ist isolateral gebaut, jederseits liegen 1—2 Reihen langgestreckter Palissadenzellen; doch ist öfters der isolaterale Bau etwas modificiert, indem auf der Unterseite die Palissaden lockerer und nicht immer senkrecht zur Oberfläche stehen.

P. albicans hat einen niedrigen, stark verzweigten Stamm, dessen Festigkeit wie bei den xerophytisch ausgebildeten Arten der Psylliumgruppe eine große ist. Die Verholzung erstreckt sich auch auf das Markgewebe, indem ein starker axiler Strang von verholzten Parenchymzellen mit großen einfachen Poren ausgebildet wird; das Holz besteht nur aus dickwandigen, englumigen Elementen mit behöften Poren; an der Grenze des Leptoms finden sich starke Lager von Sklerenchym; das Periderm ist vielreihig und besteht aus großlumigen Korkzellen. Die einjährigen Arten haben einen niedrigen, gestauchten Stamm; auch bei ihnen wird ein starker Holzring aus denselben Elementen ausgebildet. Während bei den einjährigen Arten der Psylliumgruppe der Stengel nur von der einschichtigen Epidermis umgeben war, kann man hier den Beginn einer Peridermbildung beobachten, indem einzelne Zellen unter der Epidermis sich teilen und die äußeren Teilungszellen sich strecken und vergrößern.

Aus der Section Arnoglossum sind P. lusitanica und P. Lagopus

im Mittelmeergebiet weit verbreitet. P. lusitanica schließt sich bei einem Exemplar mit kurzem Rhizom in ihrer Anatomie eng an P. lanceolata an. Die Blätter sind breit lanzettlich und sehr dünn; ihr grünes Gewebe zeigt keine Sonderung in Palissaden und Schwammparenchym; nur nach der Epidermis zu nähern sich die Zellen einer viereckigen Form und schließen dichter. Das Mark des Rhizomes zeigt zahlreiche Nester von Steinzellen. Der Holzring besteht nur zum kleinsten Teil aus verholzten Elementen, die Hauptmasse bilden unverholzte Faserzellen. Das breite Leptom besteht aus langen Reihen von Cambiformzellen, deren äußere Lagen sklerenchymatisch verdickt werden. Ist so in der Anatomie die größte Ähnlichkeit mit P. lanceolata vorhanden, so sind doch auch Fortbildungen zu bemerken, die der Anpassung an das trockenere Klima entsprechen. Die Epidermis des Blattes, die bei P. lanceolata zartwandig ist, besteht hier aus Zellen mit stark verdickter Außenwand und starker Cuticula. Dann sind im Grundgewebe des Rhizomes die Nester von Steinzellen groß und sehr zahlreich und im äußeren Cambiform werden erst einzelne Zellen, dann ganze Reihen von Zellen sklerenchymatisch verdickt, so dass einem großen Teile des Cambiforms die Function als leitendes Gewebe verloren geht und es der Festigung des Stammes dient. Dieser Vorgang ist besonders von Bedeutung, wenn man bedenkt, dass auch bei anderen Arten die zunehmende Festigung des Stammes als xerophytische Ausbildung zu bezeichnen war. Dies tritt besonders hervor bei den Exemplaren von P. lusitanica, die einen kurzen, aufrechten Stamm ausbilden. Hier findet sich ein starker Holzring aus englumigen, dickwandigen Tracheiden und Gefäßen, ein schwach entwickeltes Leptom und ein mehrreihiger Bastring, der als starker Stereomcylinder das zarte Leptom umgiebt. Es scheint, dass die Trockenheit des Standortes die Ausbildung eines festen oberirdischen Systems begünstigt, da wir bei P. lusitanica einen directen Übergang zur Stammbildung vor uns haben und besonders die xerophytischen Arten einen strauchartigen Wuchs zeigen.

Dagegen ist P. Cornuti Gouan., die an feuchten, salzreichen Standorten an der Meeresküste vorkommt, in der Anatomie des Stammes P. major gegenüber nicht verändert. Im Marke, dessen Zellen nur schwach gleichmäßig verdickt sind, finden sich zahlreiche markeigene Bündel; der Holzring besteht größtenteils aus unverholzten Faserzellen; das Leptom ist in langen Reihen von Cambiformzellen entwickelt; das Periderm ist nur wenigreihig. Dagegen weist die Epidermis des Blattes eine starke Verdickung der Außenwand auf; auf diese Erscheinung will ich im Zusammenhang mit der Coronopusgruppe, deren Arten ähnlichen Bedingungen des Standortes unterworfen sind, zurückkommen.

Die alpinen Formen aus den Sectionen Oreades und Coronopus, sowie das Aufsteigen der Arten in die Gebirge.

Über die Frage der Anpassungserscheinungen der Alpenpflanzen und besonders des Bedürfnisses der Ausbildung eines Transspirationsschutzes sind die Ansichten geteilt. Neuerdings sind von Stenström die Resultate einiger Forscher zusammengestellt worden und aus ihnen die Consequenzen gezogen. (Stenström: »Über das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten an verschiedenen Standorten, mit besonderer Berücksichtigung der xerophil ausgebildeten Pflanzen«. Flora, 80. Jahrgang.)

Leist kommt zu dem Schlusse, dass die Alpenpflanzen in der Structur des grünen Blattgewebes Schattenpflanzen der Ebene gleichen, dass dagegen die Epidermis vielfach stärker ausgebildet wird. Bonnier und Wagner fanden ebenfalls, dass die Epidermis der Alpenpflanzen stark verdickt ist, dagegen fanden sie ganz im Gegensatz zu den von Leist festgestellten Thatsachen, dass die Alpenpflanzen den Pflanzen der Ebene gegenüber ihre Blattfläche verkleinern und ein starkes Palissadenparenchym ausbilden. Alle drei Forscher stimmen darin überein, dass die Structur der Alpenpflanzen nicht eine solche ist, dass man auf das Bedürfnis eines starken Transspirationsschutzes schließen kann. Dagegen kommt Stenström, der ohne eigene Untersuchungen die von den Forschern festgestellten Thatsachen benutzt, zu dem Schlusse, dass die Ausbildung der Alpenpflanzen auf Transspirationsschutz berechnet ist, und stützt diese Ansicht durch folgende Merkmale der Alpenpflanzen:

1. Zunahme des unterirdischen und Abnahme des oberirdischen Systemes.
2. Mechanische Verstärkung.
3. Kleinere Fläche (sowie Stellung ?) der Blätter.
4. Stärkere Entwickelung (Isolateralität) des Palissadenparenchyms.
5. Stärkere Verdickung der Epidermis.

Inwieweit diese Erscheinungen bei den alpinen Arten von Plantago wiederkehren, soll im folgenden untersucht werden; besonders wird es von Interesse sein, die Entwickelung des alpinen Charakters bei den Gruppen zu untersuchen, die in ununterbrochener Folge von dem Meere in die Gebirge aufsteigen.

Section Oreades.

Verbreitung und Abgrenzung der untersuchten Arten.

Die mehrjährigen Arten der Section Oreades sind sämtlich gebirgsbewohnend, wenn man die beiden Arten P. macrocarpa Cham. und P. longifolia Hook., die von Decaisne hierher gestellt wurden, nicht mit zu dieser Gruppe rechnet. Die Hochgebirge Spaniens besitzen zwei nahe ver-

wandte Arten, P. nivalis Boiss. und P. monosperma Pourr. P. nivalis findet sich in der Sierra Nevada an der Schneegrenze, P. monosperma in der alpinen Region der Pyrenäen. Auf der apenninischen Halbinsel kommt keine den spanischen ähnliche Hochgebirgsform vor, wohl aber in den Gebirgen Griechenlands, während P. montana Lam., die beiden Gegenden fehlt, sich in Süditalien findet. Die in Griechenland vorkommenden Arten sind teils als P. montana var. nivalis, teils als P. saxatilis M. B. bezeichnet worden. E. de Halácsy beschreibt von den Gebirgen Griechenlands P. graeca. (Verh. der bot. zool. Ges., Wien. XXXVIII pag. 761.) »Eine äußerst compacte, dichte, runde Basen bildende Pflanze, mit dicht seidig, wolligen Blättern, zunächst der Plantago montana Lam., Plantago saxatilis M. B. und Plantago monosperma Pourr. stehend.«

In ihrem äußeren Habitus gleicht die Pflanze vollkommen P. monosperma. Diese ist aber durch die seidige Behaarung der Bracteen unterschieden. Von P. graeca giebt Halascy an, dass die Bracteen völlig kahl sind, zum Unterschiede von P. montana mit bewimperten Bracteen; es war aber sowohl bei dem Originalexemplar vom Mt. Kyllene, sowie bei Exemplaren vom Mt. Koraxeine Bewimperung der Bracteenspitze zu constatieren. Formen dieser Art sind alle P. montana Lam. nahestehend. P. graeca war von Boissier zuerst als P. montana var. Olympica (Boiss. exsicc.) bezeichnet worden und später in der Flora orientalis zu P. saxatilis M. B. gestellt, wo sie auch noch nach der dort gegebenen Diagnose von P. saxatilis hingehört. Der Artbegriff von P. saxatilis ist aber in der Flora orientalis zu weit gefasst; es heißt dort: »Species valde affinis P. montanae, cujus est forsan forma orientalis; differt indumento magis sericeo, foliis plerumque longioribus et angustioribus, bracteis carinatis, calycis laciniis angustioribus«. Als Verbreitungsgebiet ist angegeben: Griechenland und Macedonien, der Kaukasus, Armenien und Süd-Persien. Die meisten Formen stehen aber P. montana näher. P. saxatilis ist nicht als orientalische Form aufzufassen, sondern ist in dem Marschall-Bieberstein'schen Sinne eine wohlunterschiedene Art und auf den Kaukasus und Transkaukasien beschränkt. Sie unterscheidet sich von P. montana Lam. dadurch, dass die Blätter schmal lanzettlich bis lineal, schwach seidig behaart sind, dann durch die ovalen Ähren, die nicht wie bei P. montana dunkelbraun gefärbt sind, ferner durch die mit starkem, grünen Kiel versehenen Deckblätter, die auf dem Rücken seidig behaart sind und an der Spitze Wimperhaare tragen, während der Rücken der Deckblätter bei P. montana stets kahl ist. Die zahlreichen Formen der östlichen Mittelmeerländer, die P. saxatilis und P. montana nahe stehen, können nicht alle unter diesen beiden Arten vereinigt werden, sondern sind noch in mehrere Arten oder Unterarten zu trennen.

Habitus.

Die Arten haben einen niedrigen Wuchs und zeigen niemals eine Stammesentwickelung, sondern haben ein unterirdisches, fleischiges Rhizom, das entweder ungeteilt ist oder sich weit verzweigt, wobei die Ausbreitung des Rhizomes noch durch das oben beschriebene Zerfallen gefördert wird. Die Blütenschäfte sind kurz und niederliegend und tragen kurze Ähren; die Blätter sind schmal und kurz und bei den Arten mit Ausnahme von P. montana Lam. dicht weißseidig behaart. Bei P. montana zeigt sich eine schwächere Entwickelung der für die Hochgebirgsarten charakteristischen Merkmale; der ganze Wuchs ist höher, die Blätter sind größer und breiter,

nur in der Jugend von einem Haarfilz bekleidet; später sind sie ganz kahl oder mit einzelnen abstehenden Haaren besetzt; die Blütenschäfte sind höher und aufrecht. Plantago montana ist keine Hochgebirgsform, sondern findet sich hauptsächlich auf subalpinen Triften unter Standortsbedingungen, die von denen der Formen der Ebene nicht wesentlich verschieden genannt werden können.

Rhizom.

Das Rhizom ist bei allen Arten weich und fleischig. Das Mark besteht aus zartwandigem Parenchym, in dem kleine Gruppen von Steinzellen liegen; der Holzring ist breit und besteht größtenteils aus unverholzten Faserzellen, in denen die Holzelemente zerstreut liegen. Bei allen Arten sind die Gefäße mit einfachen, netzartig verbundenen Verdickungsleisten versehen. Phloem und Rinde sind stark entwickelt. Das Leptom besteht aus vielzelligen, radialen Reihen von Cambiform, dessen äußere Lagen collenchymatisch verdickt werden und allmählich in die rundlichen Rindenzellen übergehen, wobei größere Intercellularen auftreten. Das Rhizom ist von einem wenigreihigen Periderm umgeben.

Epidermis und grünes Gewebe des Blattes.

Die Haare des Blattes haben dieselbe Form, wie wir sie in der Leucopsyllium-Gruppe verbreitet fanden; sie bestehen aus einer quadratischen, zartwandigen Fußzelle und einer langen, peitschenförmigen Endzelle mit starken Wänden. Mehrere Arten (P. nivalis und P. graeca) sind an allen Teilen mit einem weißglänzenden Haarfilz bekleidet. Bei diesen Arten, deren Haarbekleidung einen starken Transspirationsschutz darstellt, hat die Epidermis nur schwache Außenwände; die Zellen sind kurz und rundlich; zahlreiche Spaltöffnungen liegen beiderseits im Niveau der Epidermiszellen. Bei P. monosperma sind die Epidermiszellen stärker verdickt, was mit der nicht so dichten Behaarung des Blattes in Zusammenhang gebracht werden kann. Dasselbe ist bei P. montana der Fall; die Epidermiszellen zeigen gewöhnlich eine ziemlich starke Verdickung der Außenwand und eine starke Cuticula; sie sind länglich viereckig, beiderseits liegen zahlreiche Spaltöffnungen. Dann aber finden sich Exemplare von P. montana, so aus den transsilvanischen Alpen und vom Plumser Joch des Karwendelgebirges, deren Epidermis am Blatt wie bei Formen der Ebene, z. B. bei P. lanceolata, aus ganz zartwandigen, großlumigen Zellen besteht. Am stärksten ist die Epidermis bei den Exemplaren vom Kessel des Gesenkes verdickt; die Epidermiszellen sind hier rundlich bis kurz viereckig.

Mit Ausnahme von P. montana haben die Arten ein stark entwickeltes Palissadengewebe, das vom Schwammgewebe scharf unterschieden ist. So liegen an der Oberseite des Blattes von P. nivalis zwei Reihen von dichtschließenden, breiten Palissadenzellen, die ungefähr zweimal so lang als

breit sind; die dritte Reihe besteht aus breiten, großen Parenchymzellen, die noch senkrecht zur Oberfläche gestreckt sind. Dann folgen mehrere Reihen dichten Schwammgewebes. Die Isolateralität ist im Blatte nur angedeutet, indem die an die Epidermis der Unterseite angrenzende Zellreihe palissadenartig entwickelt ist; doch finden sich zwischen den Zellen größere Lücken. Diese Ausbildung ist aus der Stellung der Blätter zu verstehen, indem diese in dichter Rosette dem Boden angedrückt sind und nur die Oberseite der Sonne zukehren. Sowohl bei P. monosperma als bei P. graeca ist das Blattgewebe isolateral ausgebildet; bei P. graeca liegen auf jeder Seite des Blattes meist zwei Reihen breiter Palissadenzellen, die $1\frac{1}{2}$—2mal so lang als breit sind und dazwischen mehrere Reihen dichten Schwammparenchyms. Bei P. montana ist das Blatt viel dünner als bei den anderen Arten; das ganze Gewebe ist isolateral ausgebildet, indem beiderseits 1—2 Reihen kurzer, dicker, ziemlich lockerstehender Palissaden sich finden. Die Reihen der Palissaden sind an den Stellen der großen, parallelen Bündel unterbrochen; diese reichen an der Oberseite des Blattes fast bis zur Epidermis; zwischen dem Bündel und der Epidermis liegen nur 1—2 Reihen von starken Collenchymzellen. Auch bei den Exemplaren vom Kessel des Gesenkes ist das grüne Gewebe nur dünn; jederseits liegt eine Reihe kurzer, lockerer Palissaden und dazwischen einige Reihen Schwammparenchym. Bei den Exemplaren, die in der Structur der Epidermis schon den Formen der Ebene glichen, besteht das Blattgewebe fast gleichmäßig aus viereckigen bis polygonalen Parenchymzellen, die nur jederseits nach der Epidermis des Blattes zu sich dichter zusammenschließen.

Die Arten der Section Oreades charakterisieren sich als Hochgebirgsformen durch ihren niedrigen Wuchs, die starke Entwickelung des unterirdischen Systemes, die dichte Behaarung, Fleischigkeit und geringe Fläche der Blätter, sowie durch die starke Entwickelung des Palissadenparenchyms. In allen Beziehungen bildet P. montana einen Übergang zu den Formen der Ebene, denen einzelne Exemplare sowohl im äußeren Habitus, als in der anatomischen Structur schon vollkommen gleichen.

Section Coronopus.

Plantago maritima L. und Verwandte.

Verbreitung.

Bei den Arten der Section Coronopus, die mit P. maritima verwandt sind, ist es schwer, genaue Grenzen zu ziehen, da die Arten vielfach in einander übergehen. Nach Haussmann sind P. serpentina Lam. und P. maritima L. so nahe verwandt, dass man bei Siebenaich nächst Bozen eine aus der anderen entstehen sieht. Sogar P. alpina L. soll vielleicht nicht specifisch verschieden sein.

P. maritima L. verbreitet sich von den Küsten der Nord- und Ostsee über salzhaltige Stellen bis in die Voralpen. P. serpentina Lam. (P. subulata L.) dringt vom österreichischen Küstenland aus in die Südalpen vor. P. Wulfeni Willd. findet sich auf thonigem Boden in den Voralpen. Auf höheren Alpentriften ist P. alpina weit verbreitet. Exemplare von P. alpina von ganz niedrigem Wuchs lagen mir auch vor aus der Dioritgruppe des Gisyl Deppe im Taurus. P. alpina ist vielleicht überhaupt weiter in den Gebirgen des östlichen Mediterrangebietes verbreitet; Boissier giebt nur Standorte für P. carinata Schrader an, zu welcher Art er auch die obigen Exemplare rechnet.

Habitus.

Exemplare von P. maritima von Standorten mit geringerem Salzgehalt, wie von der Insel Poel in der Ostsee haben einen hohen Wuchs, flache und dünne Blätter, die die Nerven nicht hervortreten lassen. Dagegen besitzen Exemplare von den Helgolander Felsen ein dickes Rhizom, das zahlreiche starke Blütenschäfte und fleischige schmale Blätter erzeugt. Dieser Form sind die Formen der Küste des Mittelmeeres, die zum Teil als P. crassifolia bezeichnet worden sind, ganz ähnlich. Die Formen der subalpinen Matten der Ostalpen, die größtenteils P. carinata Schrad. zuzurechnen sind, haben ein starkes Rhizom, einen hohen Wuchs, lange, schmale und dünne Blätter; diese Formen sind mit P. montana der vorigen Gruppe zu vergleichen. Ebenso ist P. alpina den Hochgebirgsformen der Section Oreades gleichzustellen. P. alpina hat einen rasigen Wuchs mit stark verzweigtem Rhizom, kurze Blütenschäfte und kurze, schmale, fleischige Blätter. In der Blattform gleichen P. alpina die Formen der Ebene (P. Wulfenii, P. maritima) von salzhaltigen oder thonigen Stellen; sie zeigen nur P. alpina gegenüber im allgemeinen einen höheren Wuchs. P. acanthophylla Dcne., die auf dürren Felsen und Geröll in Mittelspanien vorkommt, hat starre, aufrechte Blütenschäfte und schmale, starre Blätter.

Rhizom.

In der Ausbildung des Rhizomes machen sich der vorigen Gruppe gegenüber keine großen Unterschiede geltend, nur ist zu erwähnen, dass bei allen Arten die dort vorhandenen Gruppen von Steinzellen fehlen.

Epidermis und Palissaden des Blattes.

Bei den Exemplaren von P. maritima von Standorten mit geringem Salzgehalt besteht die Epidermis des Blattes aus ziemlich langgestreckten, viereckigen Zellen mit schwachen Wänden. Die Schließzellen der Spaltöffnungen sind groß und etwas über die Epidermis herausgehoben. Auch vor dem mittleren Bündel haben die Epidermiszellen nur eine schwache Außenwand. Die Bastbelege der Bündel bestehen aus zartwandigen Zellen.

Das grüne Gewebe des Blattes lässt keine Scheidung in Palissaden- und Schwammparenchym erkennen, besteht vielmehr aus wenigen Reihen von gleichmäßig polygonalen Zellen. Dagegen haben die Blätter der Exemplare von dem Helgolander Felsen eine Epidermis, die aus langgestreckten, niedrigen Zellen mit starker Außenwand und dicker Cuticula besteht. Jederseits liegen 2—3 Reihen langer, locker angeordneter Palissadenzellen; das Schwammgewebe ist wenigreihig und besteht aus weitlumigen Zellen mit großen Interstitien. Diese Unterschiede lassen sich aus folgender Notiz in den Nordseestudien von Hallier (1863) erklären: »Die salzliebenden Pflanzen suchen die schroffsten Partien der Westkante (Helgolands) auf, weil sie dort am meisten von dem Staubwasser des Meeres benetzt werden. P. maritima L. β. latifolia ist eine auffallende Varietät, die ich an geschützten Orten auffand. Die lanzettlichen Blätter erinnern sehr an P. lanceolata L., sie sind meist schief und ziemlich spitz, bisweilen im unteren Teil flachrinnig, meist aber ganz flach.« Die im Inneren der Insel geschützt wachsende Varietät zeigt also wegen ihrer flachen, dünnen Blätter Übereinstimmung mit der Form von der Insel Poel der Ostsee. Dagegen ist die Form von der Helgolander Kante in der anatomischen Structur der Blätter der Varietät P. maritima var. crassifolia ähnlich, von der zwei Exemplare vom Meeresstrand bei Phaleron und dem Strande der Adria zwischen Primiero und Grado untersucht wurden. Bei beiden bildet den Hauptteil des grünen Blattparenchyms Schwammgewebe, das aus großlumigen Zellen mit großen Interstitien besteht; auf jeder Seite sind 1—2 Reihen von Palissadenzellen entwickelt, die groß und breit sind und größere Lücken unter sich bestehen lassen. Die Epidermiszellen sind rundlich bis oval, mit starker Außenwand und dicker Cuticula.

Von mehreren Forschern ist auf die gleichartige Ausbildung der Meerstrandpflanzen und Gebirgspflanzeu hingewiesen worden, die eine Herabsetzung der Transspiration bezweckt. Diese ist für die Pflanzen des Meeresstrandes von Nutzen, weil dadurch einer zu starken Anhäufung von Salz in den Blattgeweben, die ein kräftiger Transspirationsstrom mit sich bringen würde, gesteuert wird. Nun fanden sich auch bei den zuletzt beschriebenen Exemplaren schmale, fleischige Blätter und eine starke Epidermis, während ein dichtes Palissadengewebe wie bei den alpinen Arten nicht ausgebildet wurde. Das Hautgewebe wird immer das erste Organ sein, das auf das Bedürfnis eines Transspirationsschutzes reagiert, während die Ausbildung des Palissadengewebes von anderen Factoren abhängig ist, die allerdings gewöhnlich auftreten, wenn die Pflanze des Transspirationsschutzes bedarf. Wo die Gefahr einer zu starken Salzanhäufung nicht besteht und aus anderen Gründen ein Transspirationsschutz nicht nötig ist, da zeigt die Epidermis nur schwache Wände, wie es bei mehreren Exemplaren von P. maritima zu beobachten war.

Die Formen der subalpinen Matten zeigen in der anatomischen Structur

des Blattes große Übereinstimmung mit P. montana Lam. Die großlumigen, rundlichen Epidermiszellen haben eine starkverdickte Außenwand; das grüne Gewebe des Blattes ist nur dünn und lässt keine ausgesprochene Scheidung von Palissaden und Schwammparenchym erkennen, sondern besteht größtenteils aus rundlichen Parenchymzellen, die nur nach der Epidermis zu sich einer quadratischen Form nähern und dichter zusammenschließen. Dagegen ist das Blatt von P. alpina isolateral mit dichtem Palissadengewebe ausgebildet; die Epidermis ist auf der Unterseite und Oberseite gleichmäßig; sie besteht aus großen, rundlichen bis viereckigen Zellen mit starker Außenwand. Jederseits liegen zwei Reihen von kurzen, dichtstehenden Palissaden, die $1\frac{1}{2}$—2 mal so lang als breit sind. Das Schwammgewebe ist 3—4 reihig und besteht aus polygonalen Zellen, die nur kleine Intercellularen bestehen lassen. Die beiden rundlichen Enden des Querschnittes sind mit dichtem Palissadenparenchym erfüllt, dessen Zellen in radialen Reihen in der Richtung auf das Gefäßbündel angeordnet sind. Auf beiden Seiten des Blattes verläuft ein membranöser Flügel aus starken Collenchymzellen. Auch die Exemplare aus dem Taurus zeigten eine äußerst starke Epidermisverdickung und ein stark entwickeltes, beiderseitiges Palissadenparenchym.

Den Blättern von P. alpina sind in ihrer anatomischen Ausbildung die Blätter der Formen der Ebene (P. Wulfenii, P. maritima zugehörig) ganz ähnlich, die eines starken Transspirationsschutzes bedürfen. So sind die Epidermiszellen bei Exemplaren von P. Wulfenii von ödem Thonboden von Archamps bei Genf rundlich mit sehr starker Außenwand und dicker Cuticula. Das Blatt ist isolateral; die rundlichen Seiten des Blattes sind mit stabförmigen Palissaden erfüllt, die radial zu den Seitenbündeln gerichtet sind. Oberseits wie unterseits finden sich auch sonst 2—3 Reihen von Palissaden, die meist stabförmig gestreckt, 2—4 mal so lang als breit sind. Das dichte Schwammgewebe ist auf den Raum zwischen den drei großen Bündeln beschränkt. Ebenso fleischige und feste Blätter entwickelt auch P. maritima auf Salzboden in Deutschland, so bei Exemplaren von Sülldorf bei Magdeburg. Die Epidermiszellen sind stark verdickt; das Blatt hat jederseits 2—3 Reihen dichten Palissadengewebes und nur wenige Reihen Schwammparenchym. Am besten xerophytisch ist P. acanthophylla ausgebildet. Die Epidermiszellen, die von ungefähr quadratischer Gestalt sind, haben außerordentlich stark verdickte Außenwände mit einem dicken Cuticularstrang. Die Spaltöffnungen liegen beiderseits im Niveau der Epidermiszellen; die Schließzellen sind nur so hoch, wie die Epidermisaußenwand breit ist. Vor den Nebenzellen aber ist die Außenwand schwächer, so dass deren Lumen vom Lumen der Schließzellen nur durch eine schmale Wand getrennt ist. Das Blatt ist rings von 2—3 Reihen schmaler stabförmiger Palissaden umgeben. Zwischen den drei Bündeln liegen polygonale Schwammgewebezellen, die nur kleine Intercellularen unter sich lassen. Die

Zellen der Bündelscheide sind stark verdickt; die Bastbelege des Bündels bestehen aus Zellen, die bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind.

Die schwache Behaarung aller Arten der Gruppe ist ohne Bedeutung. Weder in der Form noch in der Anzahl der Haare lässt sich ein der sonstigen fortschreitenden Entwickelung analoger Fortschritt erkennen; die Haare haben nicht die Form, wie in der Oreades- und Leucopsyllium-gruppe, die sie zu einem Transspirationsschutz geeignet machte, sondern sind mehrzellige Spitzenhaare aus gleichartigen Zellen, die auf einer nur wenig vergrößerten Epidermiszelle aufsitzen. Wenn auch die im Vorstehenden beschriebenen anatomischen Verhältnisse vielleicht nach den speciellen Standortsbedingungen einzelner Exemplare einem Wechsel unterworfen sind, so ergeben sich doch nach der großen Menge der untersuchten Exemplare folgende wichtige Resultate: Die Formen der Meeresküste zeigen je nach ihrem mehr geschützten oder salzigem Standort flache Blätter mit dünnem, grünem Gewebe und schwacher Epidermis oder fleischige Blätter mit starker Epidermis, deren grünes Gewebe aber größtenteils aus großlumigen Schwammgewebezellen besteht. Die Formen der Ebene von thonigen und salzhaltigen Standorten zeigen eine starke Epidermis und ein isolaterales Blatt mit stark entwickeltem Palissadengewebe. Die Formen der subalpinen Matten haben flache Blätter mit starker Epidermis und gering entwickeltem Palissadengewebe oder gleichartigem grünen Gewebe, während P. alpina die typische Ausbildung der alpinen Pflanzen zeigt mit kurzen, fleischigen Blättern mit starker Epidermis und stark entwickeltem Palissadenparenchym. Bei der Abgrenzung der Arten wird auf die Anpassungserscheinungen, die gerade in dieser Gruppe in hohem Maße hervortreten, besondere Rücksicht genommen werden müssen. Es konnte daher auch bei der vorstehenden Untersuchung nicht eine strenge Trennung der Arten befolgt werden.

Plantago Coronopus und Verwandte.

Verbreitung.

Eine viel größere Verbreitung und ein Vorkommen unter viel mannigfacheren Standortsbedingungen als die einzelnen Formen der artenreichen vorigen Gruppe hat P. Coronopus L., die an den Küsten der Nord- und Ostsee, sowie des Mittelmeeres verbreitet ist, sich im Binnenlande an sandigen Plätzen findet und in den Gebirgen Nordafrikas und Siciliens bis in die höchsten Regionen emporsteigt. P. serraria L. ist im Mittelmeergebiet weit verbreitet, P. macrorrhiza Poir. eine litorale Art des westlichen Mediterrangebietes.

Habitus.

An wenig salzreichen Stellen der Ostsee, so bei Exemplaren von Stein bei Kiel hat P. Coronopus zarte, flache Blätter mit kleinen, seitlichen Auszweigungen. Die Verschiedenheiten, die diesen Exemplaren gegenüber Formen von trockenen Stellen des Binnenlandes, sowie von den Küsten des Mittelmeeres zeigen, sind besonders ein Fleischigerwerden des Blattes und eine stärkere Ausbildung der Ausbuchtungen des Blattrandes, die das Blatt fast gefiedert erscheinen lassen. Alle diese Formen haben einen ganz kurzen, gestauchten Stamm und eine lange Spindelwurzel.

Bei dem Aufsteigen in die Gebirge der Küstenländer Nordafrikas lässt sich bei den Formen von P. Coronopus eine allmähliche Stufenfolge der morphologischen Ausbildung erkennen. Die Formen von der maroccanischen Küste unterscheiden sich von denen der anderen Mittelmeerländer nicht. Die Pflanze treibt zahlreiche Blütenschäfte mit langen Ähren, die Blätter haben eine ziemlich breite Mittelspreite und sind stark ausgezackt. Der Stamm ist kurz gestaucht und geht in eine lange Spindelwurzel über. Die Formen von den höchsten Teilen des Atlas in einer Höhe von 2500 bis 3600 m sind davon so bedeutend unterschieden, dass man versucht wäre, sie für eine andere Art zu halten, wenn nicht zahlreiche Übergänge vorhanden wären. Die Pflanze ist bedeutend kleiner und hat ein langes, verhältnismäßig dickes, fleischiges Rhizom. Die in dichter Rosette stehenden Blätter sind fleischig und durch zahlreiche seitliche Abschnitte, gegen die die schmale rundliche Mittelspreite ganz zurücktritt, gefiedert. Die Blütenschäfte sind nicht länger als die Blätter. Diese Varietät, P. Coronopus var. Cupani, ist auch als eigene Art, P. Cupani Guss. aufgestellt worden. Ihr sind auch die Exemplare vom unteren Atlas (in einer Höhe von 1000 bis 1200 m) noch zuzurechnen, deren fleischige Blätter etwas länger sind, ebenso wie die niederliegenden Blütenschäfte, die die Blätter bedeutend überragen. Als Übergangsglieder zu der gewöhnlichen Form von P. Coronopus sind die Exemplare aus den niederen Vorgebirgen des Atlas, so von den Bergen in der Umgebung der Stadt Marocco aufzufassen. Diese sind kräftige, hohe Pflanzen, die ein dickes Rhizom entwickeln. Die langen Blätter sind aufrecht, weniger fleischig und lassen die Mittelspreite mehr hervortreten, während sie doch noch große, oft geteilte Auszackungen des Randes zeigen. Die starken Blütenschäfte tragen lange Ähren und überragen die Blätter. Formen der Ebene, so auch aus Algier, haben, wenn sie sich auch in ihrer Blattform mehr oder weniger annähern, einen gestauchten Stamm, der in eine lange Spindelwurzel übergeht. Auf den höheren Gebirgen Siciliens (Le Madonie-Tortorici) findet sich ebenfalls P. Coronopus var. Cupani. Die Exemplare gleichen vollkommen denen von der mittleren Region des Atlas; sie haben ein kräftiges Rhizom, kurze

fleischige, gefiederte Blätter und niederliegende Blütenschäfte, die die Blätter bedeutend überragen.

P. macrorrhiza Poir. hat ein festes, holziges, weit verzweigtes Rhizom und dicke, fleischige Blätter.

Rhizom.

Bei den Formen der Ebene und Meeresküste von P. Coronopus findet sich ein kurzes Rhizom und eine lange Spindelwurzel. Diese hat einen centralen Holzkörper, der jedoch größtenteils aus unverholzten Faserzellen besteht. Die Gefäße sind hier stets mit gehöften Poren versehen. Das Leptom ist schwach entwickelt, kurze Reihen von Cambiform gehen bald in die Rindenzellen über. Im kurzen Stamme nimmt das Mark einen großen Teil des Querschnittes ein und besteht aus ziemlich stark verdickten Parenchymzellen. Der Holzring ist nur schmal und an zahlreichen Stellen von Parenchym unterbrochen. Im älteren Stamm besteht fast der ganze Holzteil aus verholzten Elementen, nur vereinzelt finden sich unverholzte Faserzellen; das Holz besteht aus Tracheiden mit gehöften Poren und Gefäßen mit langen spaltenförmigen Tüpfeln oder netzartig verbundenen Verdickungsleisten. Das Phloem ist nur schwach entwickelt; einige Außenlagen des Cambiforms sind stark collenchymatisch verdickt; die primäre Rinde ist breit, ihre rundlichen Zellen sind etwas kleiner als die Markzellen und ziemlich stark verdickt. Der Stamm ist von einem wenigreihigen Korkperiderm umgeben. In tieferen Lagen der Rinde wird noch ein zweites Periderm erzeugt, das aber nicht einen geschlossenen Ring bildet, sondern nur kurze Strecken weit in der Rinde verläuft.

Die Formen von P. Coronopus vom Atlas sowohl wie von den niederen Vorgebirgen desselben haben ein dickes, fleischiges Rhizom mit breitem Mark und breiter Rinde und schwach entwickeltem Holzring. Die Markzellen sind rundlich, sehr stark verdickt, mit Übriglassung breiter, unverdickter Stellen als Poren. Der Holzring besteht größtenteils aus unverholzten Faserzellen, die ebenfalls sehr stark verdickt sind. Auf Längsschnitten sieht man, dass die Faserzellen an einzelnen Stellen bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind, an anderen nur schwache Wände besitzen, so dass man auf Querschnitten ein ungleichmäßiges Bild erhält, da der Schnitt bei einer Zelle ein großes Lumen trifft, bei der anderen eine Stelle, die bis zum Verschwinden des Lumens verdickt ist. Die Gefäße sind kurzgliedrige Treppen- oder Netzgefäße mit starken Verdickungsleisten; Tracheiden kommen nicht vor. Das Phloem nimmt einen breiten Raum ein; lange Reihen von Cambiformzellen sind in derselben Weise wie die Holzfaserzellen verdickt, zwischen ihnen liegen zahlreiche Gruppen von zarten Siebröhren. Die Zellen der breiten Rindenschicht haben dieselbe Form wie die Markzellen. Das Rhizom ist von einem einfachen, wenigreihigen Periderm umgeben, deren Zellen tangential zusammengedrückt sind.

Auch bei den Formen von den höchsten Regionen des Atlas zeigt das Rhizom die gleiche Structur, so bei Exemplaren aus einer Höhe von 3000 m vom Joch Thagerot.

So wie die Gebirgsformen von P. Coronopus zeigt auch P. macrorrhiza Poir. ein dickes Rhizom, das aber in der anatomischen Structur bedeutend von dem von P. Coronopus abweicht. Der Stamm entwickelt schon dicht unterhalb der Sprossspitze, wie es bei den früher beschriebenen xerophytischen Arten bemerkbar war, einen starken Holzring, der nur aus verholzten Elementen besteht, zwischen denen einzeln oder in kurzen Reihen Gefäße liegen. Sowohl die weitlumigen Gefäße, wie die engen, spitzen Tracheiden zeigen behöfte Poren. Der Holzring ist an vielen Stellen von Parenchymstreifen unterbrochen. Im älteren Rhizom verholzen diese primären Markstrahlen wenigstens teilweise und bilden dann einen Bestandteil des Holzringes, dessen Zellen sich von den eigentlichen Holzzellen dadurch unterscheiden, dass sie großlumiger und rechteckig sind und von einfachen Porencanälen unterbrochen. Der Längsschnitt zeigt die charakteristischen, elliptischen Einschlüsse im Holz, die bei den Arten mit starkem Holzkörper immer zu finden waren. Die äußeren Lagen des schwachen Cambiforms sind stark collenchymatisch verdickt. Die ursprünglich breite Rindenschicht wird durch starke Korkbildung sehr verringert; das Periderm ist vielreihig.

Epidermis und grünes Gewebe des Blattes.

Bei Exemplaren von P. Coronopus mit zarten, flachen Blättern von der Ostseeküste finden sich langgestreckte, viereckige Epidermiszellen mit schwachen Außenwänden. Die Spaltöffnungen sind klein, gewöhnlich etwas über die Epidermiszellen herausgehoben. Das Blatt zeigt keine Sonderung von Palissaden- und Schwammparenchym, nur die an die Epidermis angrenzende Zellreihe besteht aus ovalen bis viereckigen, dichter schließenden Zellen. Diese Ausbildung ist mit der der betreffenden Exemplare von P. maritima zu vergleichen. Mit dem Fleischigerwerden des Blattes und der stärkeren Ausbildung der Ausbuchtungen des Blattrandes, wie sie bei den Exemplaren der Mittelmeerküsten zu finden waren, gehen Veränderungen der anatomischen Structur Hand in Hand. So sind bei einem Exemplar vom Meeresstrande von Phaleron in Attica die Epidermiszellen des Blattes großlumig, viereckig bis rundlich mit starker Außenwand und Cuticula; das Blatt ist isolateral, auf jeder Seite liegen mehrere Reihen kurzer, dicker Palissaden, die in ein dichtes Schwammparenchym übergehen. Ganz ähnlich waren die Verhältnisse bei einem Exemplar vom Strande bei Palermo. Der Querschnitt durch die Mittelspreite des Blattes ist rundlich, kurz. Die Seiten des Querschnittes sind mit Palissaden erfüllt, die radial zum Eckbündel angeordnet sind; dagegen tritt der mittlere Teil des Querschnittes, der ein mehr gleichmäßiges Schwammparenchym zeigt, ganz zurück. Auffallend ist der Unterschied in der Anatomie dieser Exemplare von P. mari-

tima unter den gleichen Standortsverhältnissen; während dort das Mesophyll größtenteils aus lacunösem Schwammgewebe bestand, ist hier ein starkes Palissadenparenchym entwickelt.

In der anatomischen Structur des Blattes der Gebirgsformen Nordafrikas von P. Coronopus lässt sich wie im äußeren Habitus eine Stufenfolge erkennen. Formen von den Bergen der Umgebung Maroccos, so vom Djebel Touchka, haben eine Epidermis, die aus großlumigen, rundlichen Zellen mit starker Außenwand besteht. In der breiten Mittelspreite wird kein scharf gesondertes Palissadengewebe entwickelt, nur schließen nach der Epidermis zu die Zellen des grünen Gewebes dichter zusammen. Das Mittelbündel hat an der Unterseite des Blattes einen breiten Vorsprung, der mit großen, rundlichen Parenchymzellen erfüllt ist. Nur in den rundlichen Seiten des Querschnittes sind die grünen Zellen oval, palissadenartig gestellt. Dagegen sind in den Fiederabschnitten des Blattes jederseits 2—3 Reihen kurzer, dicker Palissaden entwickelt und einige Reihen dichten Schwammgewebes.

Bei den Formen von den höchsten Teilen des Atlas (3000 m) unterscheidet sich das Blatt schon durch die fleischigere Ausbildung und die Verkleinerung der Oberfläche. Die Epidermis besteht aus rundlichen bis viereckigen Zellen, die eine sehr starke Außenwand und dicke Cuticula besitzen. Die Mittelspreite ist schmal rundlich; die Enden des Querschnittes sind mit lang ovalen Palissaden erfüllt, die radial zum Eckbündelchen angeordnet sind. Auf der Oberseite finden sich überall, auch vor dem Mittelbündel mehrere Reihen dichtschließender Palissaden, die viereckig bis stabförmig gestreckt sind. Auf der Unterseite stehen die Palissaden meist lockerer und nähern sich häufig einer rundlichen Form. Die stark entwickelten Fiederabschnitte des Blattes sind isolateral ausgebildet; jederseits finden sich 3—4 Reihen stabförmiger Palissaden; die letzte Reihe besteht schon aus kürzeren und breiteren Zellen und vermittelt den Übergang zum Schwammgewebe, das wenigreihig, dichtgeschlossen ist.

Eine ähnliche Ausbildung haben die Blätter noch teilweise bei Exemplaren aus den unteren Regionen des Atlas. In der Mittelspreite finden sich an der Oberseite 2—3 Reihen kurzer, dicht schließender Palissaden, während an der Unterseite die Zellen mehr einer rundlichen Form sich nähern; in den Fiederabschnitten sind jederseits nur 1—2 Reihen kurzer, dicht stehender Palissaden und dazwischen einige Reihen von Schwammparenchym entwickelt. Dann aber finden sich in den unteren Regionen des Atlas schon Formen, die man der var. Cupani nicht mehr zurechnen kann; diese sind durch ihren höheren Wuchs, ihre langen, flachen Blätter mit breiter, dünner Mittelspreite den Formen der niederen Vorgebirge zu vergleichen. Bei den sicilischen Exemplaren der var. Cupani haben die Blätter eine Epidermis, die aus rundlichen Zellen mit starker Außenwand und dicker Cuticula besteht. Die schmale Mittelspreite zeigt auf der Ober-

seite 3—4 Reihen kurzer, breiter Palissadenzellen. Die rundlichen Seiten des Querschnittes sind mit Palissaden erfüllt, die radial zum Eckbündel angeordnet sind. Auf der Unterseite des Blattes gehen von den Enden des Querschnittes nach der Mitte zu die Palissaden allmählich in rundliche Schwammgewebezellen über, so dass das Schwammgewebe außer dem Raum zwischen den drei Bündeln einen Streifen einnimmt, der vom Mittelbündel aus nach der Unterseite sich stark verbreitert.

Im allgemeinen ist P. Cupani Guss. als eine Gebirgsform von P. Coronopus aufzufassen, die sich besonders durch kleinere und fleischigere Blätter, durch eine starke Epidermis und ein starkes Palissadenparenchym auszeichnet, dann aber besonders durch ein mehrjähriges fleischiges Rhizom, das den Formen der Ebene und des Meeresstrandes fehlt.

P. macrorrhiza gleicht auch in der Anatomie des Blattes den xerophytischen Arten. Die Epidermiszellen sind rundlich bis viereckig, mit kleinem Lumen und außerordentlich starker Außenwand. Durch die Verdickung der Epidermisaußenwand sind die Spaltöffnungen etwas eingesenkt. Das Blatt ist dickfleischig, isolateral mit 2—3 Reihen von Palissadenzellen auf der Oberseite und Unterseite. Die Palissaden der ersten Reihe sind die kürzesten $1^1/_2$—2mal so lang als breit, die der zweiten Reihe sind mehr gestreckt, die der 3. Reihe sind breit viereckig und nähern sich in ihrer Form den Schwammgewebezellen. Das Schwammgewebe besteht aus mehreren Reihen von viereckigen bis polygonalen Zellen mit kleinen Intercellularen.

Während in der Anatomie des Blattes P. macrorrhiza mit den Gebirgsformen von P. Coronopus große Übereinstimmung zeigt, kehren bei den beiden nahe verwandten Arten in der Ausbildung des Rhizomes die Unterschiede wieder, die zwischen alpinen und xerophytischen Arten zu finden waren. Besonders ist die starke Verholzung zu erwähnen und dann der Umstand, dass Gefäße und Tracheiden behöfte Poren zeigen, während bei P. Coronopus die Gefäße mit netzartigen Verdickungsleisten versehen sind.

Vergleich der alpinen und xerophytischen Arten.

In der Morphologie und Anatomie des Blattes der alpinen Arten zeigt sich große Ähnlichkeit mit den xerophytischen Arten. Die Blattfläche ist gegenüber den Arten der Ebene bedeutend reduciert, das Blatt ist fleischig und teilweise seidig-filzig behaart, die Epidermis ist stark verdickt, das Palissadengewebe isolateral. In der Psylliumgruppe sahen wir diese Merkmale bei xerophytischer Ausbildung sich stärker ausprägen; sie waren also dort als Anpassungen der Pflanze zur Herabsetzung der Transspiration auf-

zufassen; in derselben Weise sind sie dann auch bei den alpinen Arten aufzufassen, wenn wir beim Aufsteigen in die Gebirge sie sich stärker ausprägen sehen. Diese Weiterbildungen erstrecken sich immer nur auf Charaktere, die allen Arten der Gruppe wenigstens in den Anfängen schon eigen sind; diejenigen, die der Pflanze unter den speciellen Standortsbedingungen von besonderem Nutzen sind, erfahren eine entsprechend stärkere Ausbildung; so sehen wir in der Psylliumgruppe die Köpfchenhaare bei P. sinaica in größerer Anzahl als bei P. Cynops; P. montana, deren Blätter schwach behaart sind, trägt dieselben Haare, wie P. nivalis mit ihrem dichten Blattfilz, oder wie P. albicans. Bei P. montana nun werden die Haare nicht die Function des Wassersaugens haben oder wenigstens wäre sie dann für die Pflanze ohne Bedeutung, während bei einem dichten Haarfilz, der aus ebenso ausgebildeten Haaren besteht, diese Function für die Pflanze sicher nicht ohne Bedeutung ist. Es liegt dann der Fall vor, dass bestimmte Organe bei stärkerer Ausbildung auch eine neue Function übernehmen können. In der Section Coronopus dagegen werden die Haare, die nicht diesem Typus zugehören, bei stärkerer Entwicklung der anderen Merkmale nicht vermehrt; eine starke Epidermisverdickung ersetzt den mangelnden Haarschutz z. B. bei P. alpina. Junge Blätter und Blütenschäfte sind bei den Arten der Section Oreades stets dicht behaart; bei P. montana werden lange Blütenschäfte und Blätter mit größerer Flächenentwicklung ausgebildet, während die Haare sich nicht entsprechend vermehren; bei Arten mit kurzen Blättern bleiben die Epidermiszellen, die Haare tragen, auf einem kleineren Raum zusammengedrängt und die Behaarung bildet eine dichte Decke.

In der Structur des Stammes sind die xerophytischen Arten von den alpinen bedeutend verschieden. Die Ausbildung der mechanischen Elemente ist besonders von der Trockenheit des Bodens abhängig. Bei allen xerophytischen Arten, auch bei den einjährigen, findet sich ein starker Holzkörper aus stark verdickten, englumigen Elementen; auch sonst wird auf mannigfache Weise die Festigkeit des Stammes erhöht, so durch Verholzen der Markzellen und durch Lagen von Sklerenchymzellen an der Grenze des Cambiforms. Die alpinen Arten stimmen dagegen in der Structur des fleischigen Rhizomes mit den gewöhnlichen Formen der Ebene überein. Die xerophytischen Arten sind der Trockenheit des Bodens und einer starken Besonnung ausgesetzt; sie sind beiden Factoren gegenüber durch mechanische Verstärkung des Stammes und durch Ausbildung der Blätter geschützt. Gewöhnlich ist bei ihnen der Stamm oberirdisch entwickelt, hierdurch werden Zusammenpressungen des Stammes, denen im dürren Boden ein unterirdisches System unterworfen ist, vermieden. Die dichtbeblätterten, niederliegenden Zweige breiten sich am Boden aus und nehmen durch ihre Blätter Regen und Tau auf, der in größere Tiefen des dürren Bodens nicht eindringen würde, und zwar durch ihre weite Aus-

breitung in größtmöglicher Menge bei möglichster Beschränkung der Blattfläche.

Bei den alpinen Arten sind die Verhältnisse, die einen Transspirationsschutz nötig machen, ganz anderer Art. Besonders sind die alpinen Arten nicht der Trockenheit des Bodens, wie die xerophytischen ausgesetzt. So wächst nach Mitteilung von Herrn Geheimrath Prof. Engler P. nivalis in der Sierra Nevada an den Rändern der besonders in der Schneeregion gelegenen Alpenseen und überhaupt massenhaft in der alpinen Region an Stellen, an denen sich die Feuchtigkeit etwas länger hält. Die lange Schneebedeckung und die kurze Vegetationsperiode bei mehr oder weniger großer Bodenfeuchtigkeit lässt ein unterirdisches, fleischiges Rhizom geeignet erscheinen. Auch die Ausbildung von Netzgefäßen ist als eine Anpassungserscheinung und nicht als ein anatomischer Artunterschied aufzufassen, wofür folgendes spricht. Die Arten der Ebene mit starkem Holzkörper haben stets Tracheiden und Gefäße mit gehöften Poren; die alpinen Arten haben nur Netzgefäße, oder bei einzelnen Arten (P. saxatilis) finden sich neben den eigentlichen Netzgefäßen Gefäße mit langen spaltenförmigen Tüpfeln, die einen Übergang zu Tüpfelgefäßen darstellen.

P. macrorrhiza hat Gefäße und Tracheiden mit gehöften Poren, während die nahe verwandte P. Coronopus in den Gebirgsformen nur Netzgefäße aufweist. Die Formen der Ebene von P. Coronopus haben dagegen in dem Holzkörper der Wurzel nur Gefäße und Tracheiden mit gehöften Poren, im Stamme Tracheiden mit gehöften Poren, die aus den Faserzellen durch Verholzung entstehen, während bei den Gebirgsformen alle Faserzellen unverholzt bleiben, und Gefäße mit spaltenförmigen Tüpfeln oder Netzverdickung. —

Die beiden Factoren, die besonders einen Transspirationsschutz für die Alpenpflanzen nötig machen, sind die gesteigerte Verdunstung und die Insolation an freiliegenden Berggipfeln. Das Palissadengewebe ist die der starken Besonnung angepasste Zellform; dass die Trockenheit des Bodens nicht die wirkende Ursache sein kann, sieht man an den Arten, deren Rhizom nicht auf Trockenheit des Standortes schließen lässt. Bei P. nivalis, deren Blätter dem Boden angedrückt sind, ist nur auf der Oberseite ein starkes Palissadengewebe entwickelt, wo die Blätter der Sonne ausgesetzt sind. Bei dieser Art ist die Epidermis nur mit schwachen Außenwänden versehen; der dichte Haarfilz, der die Feuchtigkeit in hohem Maße festzuhalten befähigt ist, ersetzt die stark verdickte Epidermis, die wir bei allen Arten mit schwacher Behaarung finden. Bei den Arten aus den unteren Gebirgsregionen findet sich eine schwächere Ausbildung der für die alpinen Formen charakteristischen Merkmale, so bei den betreffenden Exemplaren von P. Coronopus, bei P. montana und den subalpinen Formen der Section Coronopus. Ebenso wie bei den Arten, die den xerophytischen Charakter schwächer zeigen, ist kein starkes Palissadengewebe vorhanden,

sondern das Blattgewebe besteht aus ziemlich gleichartigen Zellen. Dagegen ist meist die Epidermis stark verdickt. Stenström (a. a. O.) hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei solchen Formen vielleicht eine Trennung der Factoren vorliegt, die eine starke Epidermis und ein starkes Palissadenparenchym bedingen; dass die Pflanzen keiner bedeutenden Insolation von längerer Dauer ausgesetzt sind, dass dagegen wegen des raschen Wechsels der klimatischen Verhältnisse ein Transspirationsschutz nötig ist. Die Epidermisverdickung ist von allen Merkmalen am meisten wechselnd; so finden sich Exemplare von P. montana mit schwachwandigen Epidermiszellen, die in ihrer Anatomie ganz den Ebenenformen gleichen; es ist anzunehmen, dass die Epidermisverdickung schon bei Exemplaren derselben Generation nach den Standortsbedingungen des einzelnen Exemplares einem bedeutenden Wechsel unterworfen ist. Bei allen alpinen Arten, die im Berliner botanischen Garten cultiviert werden, war eine bedeutende Reduction in der Verdickung der Epidermisaußenwand zu constatieren, während andere Teile, wie das Palissadengewebe, sich mehr constant erwiesen. So hatten die Exemplare von P. nivalis, die von Herrn Geheimrat Prof. Engler in Spanien gesammelt wurden und seit über fünf Jahren im botanischen Garten cultiviert werden, dieselbe Structur des Palissadenparenchyms aufzuweisen, wie ursprüngliche Exemplare; ebenfalls war die Behaarung in Dichtigkeit und Form der Haare von der der wilden Exemplare nicht unterschieden.

Die Sectionen Leucopsyllium und Plantaginella in Süd-Amerika.

Auf die xerophytische Ausbildung der Vertreter der Section Leucopsyllium im Mittelmeergebiet ist schon eingegangen worden. Ihre Hauptverbreitung hat die Section in Südamerika.

Decaisne beschreibt in D. C. Prodr. 40 amerikanische Arten, von denen allerdings viele von Weddell (Chloris andina II.) wieder eingezogen worden sind. Weddell stützt sich dabei auf Decaisne selbst, der später zugegeben hat, die Anzahl der Arten zu sehr vermehrt zu haben: »Si j'avais à recommencer la monographie des Plantaginées, et à la publier dans un ouvrage autre que le Prodromus, je n' hésiterais pas à réduire, plus que je ne l'ai fait déjà, le nombre des espèces, et peut-être à ramener quelques sections tout entières à un seul type spécifique«.

In der Section finden sich Arten von niederem Wuchs und fleischigem Rhizom sowohl als Arten mit starkem, strauchig entwickeltem Stamm. Am stärksten ist der oberirdische Stamm bei P. Bismarckii entwickelt, einer von Niederlein in Südargentinien entdeckten Art, die, wie schon Niederlein bemerkte, mit P. sericea Ruiz. et Pav. verwandt ist und der Section

Leucopsyllium zuzurechnen ist. Über den Standort dieser Pflanze heißt es in der NIEDERLEIN'schen Beschreibung (Monatsschrift des Vereins zur Bef. d. Gartenb. in d. Kgl. Preußischen Staaten, Berlin No. 1, 1881): »Auf den Gipfelflächen kahler Hügel und Berge der baum- und strauchlosen Pampas Südargentiniens, den heftigsten Andesstürmen und patagonischen Steppenwinden ausgesetzt, welch letztere anstatt Regen, Sand- und Salzstaubmassen mit sich führen, wurzelt dieses eigentümliche Holzgewächs in Spalten des Gesteins und spreizt seine starken dichtbeblätterten Zweige nach allen Seiten zu einem eleganten, silberweißen, seidenglänzenden Polster aus«. Die Anatomie der Pflanzen ist schon im allgemeinen Teil beschrieben worden; es sollen noch einmal die xerophytischen Charaktere, die durch die gezeichneten Standortsverhältnisse bedingt sind, hervorgehoben werden. Der Holzring ist schon dicht unter der Sprossspitze stark entwickelt und besteht aus englumigen Tracheiden und Gefäßen mit gehöften Poren; die parenchymatischen Unterbrechungen des Ringes verholzen. An der Außenseite des schwachen Phloems werden Lagen von Sklerenchymzellen gebildet; das Periderm ist vielreihig. Das Mark dagegen verholzt nicht, wie bei vielen anderen xerophytischen Arten, sondern besteht aus zartwandigem Parenchym und vertrocknet im älteren Stamme. Die Zweige sind dicht mit pfriemlichen, rundlichen Blättern besetzt, deren Oberfläche den Arten des Mittelmeergebietes gegenüber bedeutend verringert ist. Die Haare des seidigfilzigen Indumentes sind nach dem in der Section Leucopsyllium stets vertretenen Typus gebaut. Trotz dieser dichten Behaarung ist die Außenwand der Epidermiszellen außerordentlich stark verdickt. Das grüne Gewebe des Blattes besteht der Hauptsache nach aus Palissaden. Auf der Oberseite des Blattes liegen 3—4 Reihen länglicher Palissaden, die bis an die Gefäßbündelscheide sich erstrecken; in den rundlichen Seiten des Blattes sind die Palissaden radial zum Eckbündel angeordnet. Nur auf der Unterseite des Blattes liegt vor dem Mittelbündel rundliches Parenchym, dessen Zellen nach der Epidermis zu sich der Palissadenform nähern.

Wenn P. sericea mit P. Bismarckii verglichen werden soll, so können nicht alle Formen, die WEDDELL in der »Chloris andina« als P. sericea zusammenfasst, darunter verstanden werden. WEDDELL vereinigt unter diesem Namen über zehn hauptsächlich von KUNTH und DECAISNE aufgestellte Arten, die aber teilweise schon in ihrem äußeren Habitus bedeutende Verschiedenheiten zeigen. Bis zu welchem Grade die Einziehung der Arten berechtigt ist, soll hier nicht entschieden werden; es kommt mir nur darauf an zu bemerken, dass bei einer Vergleichung von P. Bismarckii und P. sericea nicht alle Formen in Betracht gezogen werden können, die WEDDELL als P. sericea bezeichnet. So haben P. linearis Kunth und P. Decaisnii Barnd. ein kurzes, fleischiges Rhizom und eine einfache Rosette von ziemlich langen, schwach behaarten Blättern. Dagegen nähert sich P. sericea Ruiz et Pav. ganz P. Bismarckii durch den niederlie-

genden, verzweigten und stark verholzten Stamm, sowie durch die pfriemlichen, weiß-filzig behaarten Blätter, die den Stamm dicht umgeben und nach dem Abfallen ihre breiten Scheiden am Stamme stehen lassen. Die untersuchten Exemplare von P. sericea Ruiz et Pav. stammen von niederen, dürren Bergen in der Umgebung von Tarma in Peru. Die rundlichen Epidermiszellen des Blattes sind nach außen stark verdickt; dazu gesellt sich das dichte Indument von Haaren der gewöhnlichen Form. Das Blatt hat einen rundlichen Querschnitt und ist rings von 2—3 Reihen von Palissaden umgeben, so dass nur zwischen den drei Bündeln dichtes Schwammgewebe zu finden ist. Der Stamm hat ebenso wie bei P. Bismarckii einen starken Holzring aus englumigen Gefäßen und Tracheiden mit gehöften Poren und ein schwach entwickeltes Phloem; dagegen ist zum Unterschied von P. Bismarckii auch das Mark verholzt.

Ähnliche Arten, die durch mechanische Verstärkungen des Stammes trockenen Standorten angepasst sind, finden sich in der Section Leucopsyllium noch mehrere. Eine ziemlich starke Festigkeit zeigt in ähnlicher Weise auch P. nubigena Kunth bei Exemplaren vom Antisana aus einer Höhe von 3500—4000 m. Alle Teile der Pflanze sind bedeutend kleiner, die wenigblütigen Ähren sind in den dichten Blattrosetten versteckt. Die Blätter haben dieselbe Form wie bei P. sericea und P. Bismarckii. Sie sind von 1—2 Reihen langgestreckter, ziemlich breiter Palissaden umgeben und haben nur wenige Reihen dichten Schwammparenchyms. Auch die Haare, die einen dichten, weißen Filz bilden, sind wie bei den anderen Arten gebaut. Im Rhizom findet sich ein breiter Holzring, der an mehreren Stellen von Parenchymstreifen unterbrochen ist, die nicht verholzen. Die getrennten großen Bündel bestehen nur aus verholzten Elementen, englumigen, langgestreckten Tracheiden, die mit schrägen Enden in einander getrieben sind. Ganz anders dagegen ist die Structur des Rhizomes bei P. pauciflora Hook. an Exemplaren, die von Reiche in der Schneegrenze der Cordilleren del Rio Manso gesammelt wurden, kleinen, dichte Rasen bildenden Pflanzen. Das Mark besteht aus großlumigen, zarten, rundlichen Parenchymzellen. Der Holzring ist schwach entwickelt; zahlreiche kleine Bündel sind von Parenchymstreifen unterbrochen. Größtenteils besteht der Holzring aus radialen Reihen von zartwandigen, quadratischen Faserzellen, zwischen denen vereinzelte Gefäße liegen. Die Gefäße sind englumig, mit starken, netzartig verbundenen Verdickungsleisten versehen; Gefäße oder Tracheiden mit behöften Poren kommen nicht vor. Die breite Rindenschicht besteht aus zarten, runden Parenchymzellen mit großen Intercellularen. Wir sehen hier genau dieselben Unterschiede ausgeprägt, wie zwischen alpinen und xerophytisch ausgebildeten Arten in Europa zu finden waren.

Durch die niedrigen Arten mit wenigblütigen Ähren wie P. nubigena nähert die Section Leucopsyllium sich der Section Plantaginella, deren

Arten auf die höchsten Anden beschränkt sind. Sie charakterisieren sich als Gebirgsformen durch ihren niederen Wuchs und die starke Ausbildung des unterirdischen Rhizomes. Das Rhizom von P. uniglumis Wallr., einer auf den Anden Chiles vorkommenden Art hat zahlreiche schmale, radiale Holzstreifen, die durch parenchymatisches Gewebe getrennt sind. Auch bei dieser Art ist ein Zerfallen des Rhizomes durch secundäre Korkbildung zu beobachten; besonders bemerkenswert ist die gleichmäßige Ausbildung des im Marke entstehenden Korkringes, der aus mehreren Reihen von rechteckigen Korkzellen besteht, während bei den anderen Arten die Korkbildung im Marke sehr ungleichmäßig verlief. Die Blätter sind kurz, pfriemlich, zugespitzt und mit einem dichten, weißlichen Haarfilz überzogen; die Haare haben dieselbe Form wie bei P. sericea. Die Epidermiszellen sind unregelmäßig rundlich mit ziemlich starker Außenwand; das grüne Gewebe besteht fast ganz aus kurzen, dicht zusammenschließenden Palissadenzellen.

Aus der großen Mannigfaltigkeit in den Sectionen Leucopsyllium und Plantaginella sind nur wenige Formen beschrieben worden, doch ergiebt sich hieraus wenigstens, dass in keiner Weise den aus der Betrachtung der anderen Gruppen gewonnenen Resultaten widersprochen wird, sondern dass die Anpassungen an das Klima im allgemeinen in derselben Weise ausgebildet sind.

Verwendung der Resultate der anatomischen Untersuchung für die Systematik der Gattung.

In der Zusammenfassung der Beschreibung der Anatomie der Gattung sind die Merkmale hervorgehoben worden, die in anatomischer Beziehung die Gattung charakterisieren. Es soll nun versucht werden, die Resultate auch zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung selbst zu benutzen.

Bei den so verschiedenartigen Standortsverhältnissen, die zahlreiche Anpassungserscheinungen zur Folge haben, wird es schwer sein, eine sichere Grenze zwischen den Anpassungsmerkmalen und den ursprünglichen anatomischen Unterschieden zu ziehen. Bei einzelnen Gruppen, deren Arten alle unter denselben Bedingungen vorkommen, ist z. B. die Ausbildung des Blattgewebes oder die Festigkeit des Holzringes in der ganzen Gruppe constant, während bei anderen Gruppen die Organe vielfach weitergebildet sind, um veränderten Vegetationsbedingungen zu entsprechen. Wenn man in einzelnen Fällen constant gewordene Anpassungserscheinungen zusammen mit ursprünglichen Unterschieden in Betracht zieht, so lassen sich mehrere Gruppen nach der Verwandtschaft in der Anatomie, namentlich des Rhizomes und der Art der Behaarung aufstellen.

1. Gruppe umfassend die Sectionen **Polyneuron** und **Lamprosantha** Dcne.

Blätter kahl oder mit einem meist schwachen Indument aus mehrzelligen, zartwandigen Spitzenhaaren.

Das grüne Gewebe des Blattes dünn, gleichartig oder mit schwach entwickeltem Palissadengewebe. Das Rhizom fleischig, mit stark entwickeltem Phloem; im Marke häufig stammeigene Bündel; die Faserzellen des Holzes kurz und ziemlich großlumig, mit geraden oder nur wenig schrägen Querwänden; kurzgliedrige Gefäße mit behöften Poren. Niemals Sklerenchymzellen an der Außenseite des Cambiforms. Das Korkperiderm schwach, aus den ersten Rindenschichten unter der Epidermis sich entwickelnd.

Dieser Gruppe steht auch die Section **Heptaneuron** Dcne. nahe, deren Arten jedoch häufig ein längeres Rhizom mit starkem Holzring entwickeln, in dem die verholzten Elemente überwiegen. Die Tracheiden haben gehöfte Poren und stehen mit geraden oder nur wenig zugeschrägten Querwänden aufeinander. Manchmal stammeigene Bündel im Mark entwickelt.

2. Gruppe: Section **Coronopus** Dcne.

Die Form der Haare wie in der vorigen Gruppe, doch sind die Haare manchmal in Übereinstimmung mit der Epidermis stark verdickt. Die Ausbildung des Palissadengewebes sehr wechselnd.

Im Rhizom stammeigene Bündel niemals entwickelt; die Faserzellen des Holzringes englumig, mit lang zugespitzten Enden. Die Gefäße fast immer mit netzförmigen Verdickungsleisten.

3. Gruppe: Die mehrjährigen Arten der Section **Oreades** mit Ausnahme von P. macrocarpa Cham. und P. longifolia Hook. Haare mit quadratischer, zartwandiger Fußzelle und langer, peitschenförmiger, stark verdickter Endzelle, häufig einen dichten Filz bildend. Das Blatt meist isolateral mit starkem Palissadengewebe.

Rhizom stets fleischig mit starkem Phloem. Im Mark Gruppen von Steinzellen. Der Holzring besteht größtenteils aus langgespitzten Faserzellen. Gefäße stets mit netzförmigen Verdickungsleisten. Häufig Zerfallen des Rhizomes in mehrere große Bündel.

4. Gruppe: Section **Arnoglossum** Dcne.

Haare von derselben Form wie in der vorigen Gruppe. Das grüne Gewebe des Blattes dünn mit geringer Palissadenentwicklung. Rhizom fleischig, Mark wie Phloem und Rinde stark entwickelt. Nester von Steinzellen im Mark und in der Rinde. Holzring größtenteils aus langgespitzten Faserzellen bestehend. Gefäße meist mit behöften Poren, selten Netzgefäße oder Übergänge zwischen beiden.

5. Gruppe: Section **Leucopsyllium** Dcne.

Gerade in dieser Gruppe sind die Anpassungserscheinungen besonders ausgebildet. Der Stamm der verschiedenen Arten zeigt alle Übergänge von

einem kurzen, fleischigen Rhizom, dessen Holzring größtenteils aus Faserzellen besteht, bis zu einem Strauch mit verholztem Mark, starkem Holzring aus englumigen, dickwandigen Elementen, mit verholzten, primären Markstrahlen, starken Sklerenchymlagen an der Außenseite des Cambiforms und breitem Korkperiderm.

Die Haare, die meist einen filzigen Überzug bilden, haben dieselbe Form wie bei der vorigen Gruppe. Niemals Nester von Steinzellen oder stammeigene Bündel. Faserzellen oder Tracheiden des Holzringes englumig und lang zugespitzt. Gefäße und Tracheiden meist mit gehöften Poren, sehr selten Netzgefäße.

6. Gruppe: Section **Psyllium** Dcne.

Köpfchenhaare oder wenigzellige Spitzenhaare, meist bei derselben Art vereint.

In der Anatomie des Stammes zeigt sich große Übereinstimmung mit den holzigen Formen der vorigen Gruppe. Niemals Steinzellen oder stammeigene Bündel. Der Holzring besteht stets nur aus englumigen, langgespitzten Holzzellen. Gefäße und Tracheiden mit gehöften Poren. Bei den einjährigen Arten ist ein Bastring und eine mehrreihige Rindenscheide entwickelt, die den mehrjährigen Arten fehlt; dafür bei diesem meist Lagen von Sklerenchym an der Außenseite des Cambiforms.

Anatomische Unterschiede, die unabhängig von den klimatischen Einflüssen stets zwischen den einzelnen Gruppen bestehen bleiben, sind besonders begründet auf die Form der Haare, auf das Zerfallen des Rhizomes, auf die Ausbildung von Gruppen von Steinzellen oder stammeigenen Bündeln, auf die Form der Faserzellen, die entweder kurz sind und gerade Querwände haben oder mit spitzen Enden in einander getrieben sind. Constante Anpassungsmerkmale sind z. B. der feste Holzring, der stets in der Psylliumgruppe vorhanden ist, während die Festigkeit sonst bei nahe verwandten Arten bedeutend wechselt; ferner die Netzgefäße in der Oreadesgruppe, die hier bei allen Arten zu finden sind.

Im folgenden seien die Fortbildungen, die bei den Vegetationsorganen in den einzelnen Gruppen stattfinden, kurz zusammengestellt:

Die Spitzenhaare sind entweder zartwandig oder bei starker Epidermisverdickung selbst mit starken Wänden versehen: P. Cynops — P. sinaica, P. Coronopus — P. macrorrhiza.

Die Haare mit quadratischer Grundzelle und starker Endzelle wechseln nur in der Anzahl.

Die Epidermisverdickung des Blattes wechselt in allen Gruppen. Das grüne Gewebe ist in einzelnen Gruppen (Section Polyneuron) ziemlich constant. In anderen Gruppen sind in der Entwicklung des Palissadengewebes bedeutende Fortschritte zu bemerken: P. montana — P. nivalis, P. maritima — P. alpina.

Bei den Gefäßbündeln im Blatt wechselt die Stärke der Bastlager und die Verdickung der Bündelscheide: P. maritima — P. acanthophylla.

Die Markzellen sind zartwandig oder mit Übriglassung größerer unverdickter Zellen verdickt bei allen Arten mit fleischigem Rhizom.

In der Psyllium- und Leucopsylliumgruppe der Übergang vom zartwandig parenchymatischen zum verholzten Mark: P. Cynops — P. sinaica, P. nubigena — P. sericea.

Der Holzring besteht entweder größtenteils aus Faserzellen oder ganz aus verholzten Elementen: P. Coronopus — P. macrorrhiza, P. pauciflora — P. nubigena. In mehreren Gruppen Übergang von Netzgefäßen zu Tüpfelgefäßen: P. Coronopus — P. macrorrhiza, P. nubigena — P. sericea.

Die primären Markstrahlen sind entweder constant unverholzt oder es findet ein Übergang zur Verholzung statt: P. nubigena — P. sericea, P. Coronopus — P. macrorrhiza.

Bei stark entwickeltem Leptom findet ein Übergang zur Ausbildung von verholzten Sklerenchymzellen in der Section Arnoglossum statt: P. lanceolata — P. lusitanica, bei schwach entwickeltem Leptom in der Section Psyllium: P. Cynops — P. sinaica.

Die Stärke des Korkperiderms ist sehr wechselnd: P. linearis — P. Bismarckii, P. Cynops — P. sinaica.

Im Vorstehenden sind immer nur die Weiterbildungen in derselben Gruppe aufgeführt worden.

Eine interessante Vereinigung der anatomischen Merkmale mehrerer großer Gruppen zeigt P. princeps Cham. et Schlt. Diese Art stimmt in der Ausbildung der Gruppen von Steinzellen im Mark mit der dritten und vierten Gruppe überein, nähert sich dagegen durch folgende Merkmale der ersten Gruppe: Die Haare sind mehrzellig, zugespitzt; im Marke werden, allerdings nicht bei allen Exemplaren, zahlreiche stammeigene Bündel ausgebildet; Gefäße und Tracheiden sind mit behöften Poren versehen; die Tracheiden sind ziemlich großlumig und stehen mit geraden oder nur wenig schrägen Querwänden auf einander. Die Ausbildung eines Holzringes von nur verholzten Elementen ist bei der hohen Stammentwicklung der Art erklärlich; ein starker Holzring findet sich auch bei Arten der Section Mesembrynia mit längerem Rhizom. Bei keiner Art dagegen finden sich sonst die starken Holzscheiden der Bündel an der Innenseite des Holzringes, auf die bei der Beschreibung der Anatomie von P. princeps hingewiesen wurde.

P. Fernandeziana Bert. von der Insel Juan Fernandez, die ich nicht selbst untersuchen konnte, scheint nach einigen Notizen von Reiche (»Die natürlichen Pflanzenfamilien« IV, 3 b p. 365) in der anatomischen Structur mit P. princeps übereinzustimmen. Die beiden Arten werden daher am besten in eine besondere Gruppe, die in die Nähe der Section Mesembrynia zu stellen ist, zu vereinigen sein.

Inhaltsübersicht.